Über das Milchgebiss der Paarhufer,

eine literaturgeschichtlich-vergleichende Studie in 2 Teilen

von

H. Behlen in Haiger.

II. Teil: Vergleichendes.

(I. Teil Literaturgeschichtliches siehe 59. Bd. 1906. S. 185—212)

1. Einleitung. Zahnbau im allgemeinen und systematische Stellung der Paarhufer.

Im I. Teil sind die Ansichten Schlossers und der Amerikaner wiedergegeben worden, wonach nicht allein die Insectivoren und Carnivoren, sondern auch die Huftiere — Paarhufer wie Unpaarhufer — und ihre Vorfahren, die Condylarthren — die Halbaffen, Affen und selbst Nagetiere schliesslich auf die Creodonten zurückgehen. Die Molarzähne dieser Gruppen sollen ursprünglich gleich gewesen sein. Für die o. m wird der Trituberkular-, für die u. m der Tuberkularsektorialtypus als Ausgangsstadium festgehalten. Die Prämolaren dagegen gehen aus ganz einfachen Kegeln oder seitlich komprimierten Hügeln hervor.

Für die Milchbackzähne, d. h. die in der Ersatzzahnleiste labialwärts gelegenen Vorläufer der Prämolaren, ist die Rückführung auf ursprünglich einfache Kegel nicht so ganz klar zu Tage liegend, jedoch zu erschliessen, denn auch die Milchbackzähne sollen in einer »Komplikation« begriffen sein, die sie zum Teil. d. h. die hinteren, dem Molarbau nähert oder fast völlig angleicht.

Auch die Molaren sollen — bei den jurassischen Vorfahren der Säugetiere — schliesslich auf ganz einfache Kegelformen zurückgehen. Schlosser hat eine entgegenstehende Ansicht von Röse, wonach die m der Säugetiere nicht allein der Länge nach aus mehreren ursprünglich getrennten Kegeln, sondern auch der Breite nach aus mehreren, mindestens

zwei verschiedenen Dentitionen zusammengezogen seien, scharf zurückgewiesen. Unbeschadet dessen, dass man Schlosser hierin Recht geben muss, da die Rösesche Hypothese nicht genügend bewiesen ist, unbeschadet also dessen, dass man für die Backzähne der Säugetiere in allerletzter Instanz einfachen Bau annehmen kann, kann man jedoch über die Komplikation der Molaren anderer Ansicht sein und mehr noch darüber, ob die Prämolaren und Milchbackzähne der uns bekannten Säugetiere aus einfachen Kegelzähnen hervorgegangen sind und ob also die uns vorliegenden teilweisen Komplikationen der p und d wirklich erst viel später entstanden seien als die der Molaren.

Einerseits sind die Milchbackzähne und die Molaren genetisch mit einander verknüpft als Glieder einer und derselben Dentition, wovon die Molaren, mindestens der stets unmittelbar auf den letzten Milchbackzahn folgende erste Molar, der Fortsetzung der Ersatzzahnleiste angehören. Zum anderen sind die Prämolaren als lingualwärts gelegene Nachfolger der Milchbackzähne auf derselben Stelle des Kiefers, engstens genetisch mit den Milchbackzähnen verknüpft. Wollte man jedoch nach einer anderen Anschauung annehmen, dass die Molaren nicht derselben Dentition wie die Milchbackzähne, sondern wie die Prämolaren angehören, so bliebe im Grunde genommen doch derselbe innige Verwandtschaftsgrad der Backzähne bestehen. Es bliebe hiernach auf alle Fälle ungeklärt, wie so die Molaren auf der zum Ausgangspunkt genommenen Stufe der Säugetierzahnentwickelung in einem so starken Gegensatz ständen zu den Prämolaren und Milchbackzähnen, die ja ursprünglich nur einfache Kegel, während jene schon früh relativ von sehr kompliziertem Bau gewesen sein sollen. Dieser konstruierte Gegensatz der Prämolaren und Milchbackzähne zu den Molaren ist jedoch in Wirklichkeit nicht vorhanden, nicht einmal bei den ältesten uns bekannten fossilen Säugetieren; er ist erst künstlich geschaffen, lediglich um eine Gruppe allerdings von später erfolgenden Komplikationen der vorderen Prämolaren und Milchbackzähne zu erklären.

Schon bei den ältesten Säugetieren gleichen nämlich die hintersten Milchbackzähne und vielfach auch Prämolaren, ganz klar wenigstens überall der hinterste, in auffallender Weise den Molaren, wenigstens dem zunächst angrenzenden vorderen Molaren oder beiden nächstvorderen Molaren. Später haben allerdings hie und da besondere funktionelle Bedingungen den letzten Prämolaren vielfach umgeformt; jedoch lässt dieser Zahn sich meist noch leicht auf die Struktur des zunächst

benachbarten Molaren zurückführen. Eine solche durch Funktion bedingte Abweichung liegt beim letzten oberen Fleischfresser-Prämolaren und unteren ersten Molaren vor.

Als ursprünglich betrachte ich daher bei den Säugetieren eine Backzahnreihe, die von den Molaren an durch die Milchbackzähne oder durch die Prämolaren, und mindestens einschliesslich des Eckzahns und in letzter Instanz wohl auch der Schneidezähne, einheitlich organisiert war. Die Ausgestaltungen des hinteren Teils dieser Reihe zu den beiden hintersten Molaren, des mittleren zu dem vordersten Molaren und dem hintersten Prämolaren, d. h. zu Übergangsgliedern von den Molaren zu den vorderen Prämolaren und des vorderen Teils zu den Fang- und Greifzähnen der Nahrung (vordersten Prämolaren) können nur dann verständlich sein, wann als Urzustand eine durchaus einheitlich gebaute Zahnreihe zu Grunde gelegt wird, von der dann der hintere wie der vordere Teil sich in verschiedener Art differenzierte und spezialisierte, je nach den Lebensbedingungen. Der mittlere Teil kann sich natürlich ebenfalls umgestalten, steht aber trotzdem dem Urzustand am nächsten. Mutatis mutandis gilt dasselbe auch für die Milchzähne. Es deckt sich diese Anschauung übrigens im wesentlichen mit derjenigen Schlossers in den Beiträgen zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere usw., Morpholog. Jahrbuch 12, 1886, S. 124: »Die Gestalt der einzelnen Zähne, namentlich der Caninen und Incisiven, ist an sich nichts Starres, sondern hängt ganz von dem Bedürfnis ab«. Es deckt sich meine Anschauung ferner mit Teilen[1]) einer Ameghinoschen Ansicht (s. Schlosser, Zool.-Lit.-Ber. für 1899 über Ameghino: »On the primitive type of the Plexodont Molars of Mammals im Arch. f. Anthropol. XXVII 1900/2, S. 195), wonach die p und d ursprünglich die nämliche Zusammensetzung wie die m hatten. Nach meiner Anschauung sind aber auch die hinteren Molaren, ebenso gut wie die vorderen Prämolaren und Milchzähne, selbst wieder differenzierte Teile einer wann überhaupt, dann nur im mittleren Teile auf primitivem Stand erhaltenen Zahnreihe. Im übrigen geht nach A. der Säugetierzahn auf einen mindestens 6 höckrigen Typus zurück, den auch Schl. wenigstens für den u. Molaren acceptiert, indem er für den o. m an dem Trituberkulartypus festhält, während nach meiner

---

[1]) Ich berichtige hiermit eine Stelle im I. Teil (S. 203), wonach die Ameghinoschen Aufstellungen durchweg unzutreffend erscheinen sollten.

Anschauung gerade der u. m ursprünglich anders konstruiert war als der obere und sich, um es kurz zu fassen, aus 2 von 5 Höckern umstandenen Dellen zusammensetzt, wohingegen der o. m auf einen Quadrituberkulartypus, d. h. 2 Höcker in der Aussenwand um 2 in der Innenwand, zurückgeht, und wobei die Aussenhöcker vor- und überstehen und die Innenhöcker in die unteren Dellen eingreifen: der vordere in die Hinterdelle des gleichnamigen u. Zahnes, der hintere in die Vorderdelle des nächstfolgenden u. Zahns. Auch der weiteren Folgerung A.'s, dass die Milchzähne sich konservativer verhalten als die Molaren, kann in dieser Fassung und Allgemeinheit nicht zugestimmt werden. Nur die hinteren Milchzähne verhalten sich — ebenso wie die Prämolaren — verhältnismäfsig konservativ, die vorderen sind spezialisiert. A.'s Ansicht klingt an die unklare von Rütimeyer an vom konservativen Charakter der Milchzähne. Ebensowenig kann man A. darin folgen, dass die Grösse und Zusammensetzung der p und der d von dem früheren oder späteren Erscheinen der m abhinge, und dass die p wie d, namentlich der d_1 erst jetzt, d. h. seit dem jüngeren Tertiär wieder kompliziert und grösser, molarähnlich, geworden sei, wie sie in der Kreidezeit es gewesen wären. Das ist unrichtig, p und mehr noch d_1 (und d_2) waren gross und kompliziert von jeher. Meine Zugrundelegung eines oben quadrituberkulären und triradikalen, unten 2 delligen, in der Aussenwand wie in der Innenwand 2 höckerigen aber noch mit einem unpaaren Vorderhöcker versehenen ursprünglich biradikalen Säugetierzahns präjudiziert übrigens nicht einer uranfänglich noch grösseren Einfachheit des Zahns der Säugerahnen, die ich mit Schl. entgegen A. annehme.

Im Grunde genommen ist die Anschauung von der ursprünglich gleichartigen Ausgestaltung der gesamten Backzahnreihe und der Differenzierung von der Mitte aus nach vorn und hinten eine letzte Konsequenz eines beschränkteren Schlosserschen Satzes, a. a. O. S. 124, wonach die Vorläufer der Condylarthren, als welche wir zweifellos (?) Fleischfresser zu betrachten hätten, und zwar solche, die den Insectivoren naheständen, noch eine Anzahl Charaktere im Gebiss besessen haben müssten, die den heutigen Insectivoren völlig abgingen. »Es müssen dieselben, sagt Schlosser, einen ziemlich indifferenten Bau besessen haben, insbesondere aber eine grosse Zahnzahl und Backzähne von ungefähr der gleichen Beschaffenheit wie die von Didelphys oder Sorex«. Nur sollte die Ver-

steifung auf Didelphys oder Sorex und überhaupt nur auf die Fleischfresser und Insectivoren fallen gelassen werden, indem auch sie bereits zwar als demselben Typus entsprungene, aber als einseitig spezialisierte Formen angesehen werden müssen. Übrigens steht, wie aus dem Vorgetragenen ersichtlich ist, die hier von Schlosser geäusserte Theorie der ursprünglichen Einheitlichkeit der Zähne der Backzahnreihe der Säugetiere nicht im Einklang mit der sonst von Schlosser angenommenen, schon ursprünglichen, scharfen Differenziation der Backzähne in komplizierte Molaren und in einfache Kegel-Prämolaren.

Ein anderer der Schlosserschen Kardinalsätze ist (a. a. O. S. 124): »Alle Veränderungen beginnen beim vordersten Molaren, alle Veränderungen der Prämolaren am hintersten derselben.« Ich möchte diesen Satz, wie sich auch schon aus dem soeben Geäusserten ergibt, dahin umformen, dass ich sage: »Alle Veränderungen der ursprünglich wesentlich gleichartigen Backzahnreihe beginnen in dem auch beim Wachstum des Kiefers einen Indifferenzpunkt bildenden mittleren Teil, also in der Gegend des letzten d oder p und ersten m.«

Als Backzahnprototyp sowohl für die m wie für die d und p wird angesehen für die Säugetiere, zum mindesten für die hier behandelten Gruppen, beim Oberkiefer ein Zahn: in der Krone von Quadrituberkular-, in der Wurzel aber von Triradicaltypus, beim Unterkiefer jedoch ein Zahn vom 2 Dellen und 2 Wurzeltypus, dergestalt, dass die hintere oder Hauptdelle hinten von den beiden Hinterhöckern und vorn von den beiden Vorderhöckern umstellt wird, dagegen die Vorder- oder Nebendelle hinten von den beiden Vorderhöckern und vorne von der unpaaren Vorderknospe umschlossen wird. In die Hinter- oder Hauptdelle fügt sich der vordere Innenhöcker des gleichzifferigen oberen Backenzahns, in die vordere oder Nebendelle der hintere Innenhöcker des nächst vorhergehenden oberen Zahns. Jede Delle wird von der entsprechenden Wurzel gestützt; jeder Zahn wird in erster Linie also in den Hauptdruckpunkten gestützt. Daneben stützen die Wurzeln auch die Höcker, die Hinterwurzel vorzugsweise die Hinterhöcker und daneben auch die Vorderhöcker, die Vorderwurzel die Vorderhöcker und Vorderknospe. Dieser Ober- und Unterkieferzahntypus ist am reinsten entwickelt bei den mittleren Zähnen der Zahnreihe, also bei m_1 und p_1 und d_1, nach hinten und vorn jedoch abgeschwächt und verändert. Nach vorn sind die Zähne in bestimmter, noch zu besprechender Weise zu Kegel- und Pfeilspitzenzähnen reduziert und gegenseitig verzahnt; nach

hinten sind die Veränderungen gewöhnlich lange nicht so intensiv und ist gewöhnlich nur der 3. Molar ein wenig oder auch wesentlich umgestaltet, auch wohl verloren, in welchem Falle dann schon m_2 und beim Verluste auch dieses Zahns schon m_1 diese Umgestaltungen erleidet. Die Vorderdelle und Vorderknospe des unteren Backzahns haben ihren Sitz eigentlich nur am Übergang von den Molaren zu den Prämolaren und fehlen den hinteren m. Es können daher die hinteren Molaren, da sie nur in diesem einen Merkmal von den Mittelgebissformen abweichen, als sehr wenig reduzierte, und zwar im Vorderteil reduzierte Mittelgebissformen aufgefasst werden. Diese Reduktion würde sich leicht erklären durch den engen Zusammenschluss der hinteren Molaren und dadurch, dass auf ihnen das Mahl- und Malmgeschäft ruht; hier schwindet die Vorderknospe (Kn) und die Vorderdelle (Vd) wird durch das ganze Tal zwischen den Hinterhöckern des vorhergehenden und den Vorderhöckern des folgenden Molaren ersetzt. Nach vorn zu bleibt zwar bei den nächstgelegenen Prämolaren noch vielfach die Vd und Kn, wenigstens letztere (wenn auch in einzelnen Gruppen vielfach typisch verändert) in Kraft, indem hier umgekehrt der hintere Teil des Zahns Reduktion erleidet. Man könnte daher auch annehmen, die Vd und Kn seien spezifische Elemente der Mittelgebissformen, eben als Übergangsformen, und die Kn nebst die von ihr im Gefolge geführte Vd seien eben nur Neuerscheinungen, durch die Veränderungen der Zahnreihe in der Mittelgebisspartei, wenn nicht bedingt, so doch beeinflusst.

Ich gestehe, dass diese Anschauung etwas Verführerisches hat, aber ich sehe keine innere Ursache vor mir, weshalb diese Kn und damit Vd hinzutreten sollte, selbst wenn die Möglichkeit dazu durch die Auflockerung der Zahnreihe auf der Innenseite gegeben wäre, denn in der Struktur der oberen Zähne und besonders der hierfür allein in Frage kommenden Innenseite ändert sich grundsätzlich zunächst nichts beim Übergang der m in die Prämolaren; nach wie vor würde hinterer und vorderer Innenhöcker auch ohne die Kn ihren geborenen Antagonenten [1]) haben, selbst, wie wir sehen werden, bei einzelnen Formen (Ailurus, Perissodactylen) bis in die vorderen Prämolaren hinein. Ich ziehe daher vor, den oben zu Grunde gelegten Bau der u. Backzähne mit Vd und Kn als Normalstruktur anzusehen, von der aus sich nach hinten wie vorn durch den Zahnmechanismus Abweichungen ergeben.

[1]) Gegenelement, Gegendelle, Gegental; hier also Gegental.

Als primitiv betrachte ich ferner ein Höckerzahngebiss, d. h. ein omnivores Gebiss mit ausschliesslich oder bei weitem vorwiegender vertikaler Unterkieferbewegung, um so mehr als nicht nur theoretisch von solcher Gleichgewichtslage aus die Differenziation sowohl nach der Seite der Insectivoren und Fleischfresser als nach der der spezifischen Pflanzen- (Nüsse-, Holz-, Früchte-, Kräuter- und Gräser-) fresser am leichtesten verständlich ist, sondern auch weil, wie der Sachverhalt zu lehren scheint, ein solches Gebiss auch wirklich in der Mitte steht zwischen den weit auseinandergehenden Säugetierverzweigungen.

Die bisherige Theorie ging wesentlich aus von der bei Didelphys und einigen Insectivoren und Carnivoren, herrschenden, jedoch nur bei den mittelsten Backzähnen typisch ausgebildeten Verhältnissen und nimmt an als Ausgangspunkt für den o. Backzahn, d. h. Molaren (denn die Prämolaren oder die ihnen bei den Marsupialiern entsprechenden vorderen Zähne sollen ja aus ursprünglichen Kegelzähnen hervorgegangen sein) den Trituberkulartypus und für den u. Backzahn der Tuberkularsektorialtypus. Es wird in dieser Theorie beim u. Backenzahn der aus den 2 Hinterhöckern bestehende Zahnteil nicht als ursprünglicher, den vorderen Höckern gleichwertiger Zahnteil, sondern nur als Anhang, als Talon angesehen, während von mir die 2 Hinterhöcker als durchaus gleichwertig mit den vorderen angesehen werden oder vielmehr den vorderen Höckern kein ursprünglich höherer Wert und kein höheres Alter zugestanden wird als den Hinterhöckern. Die überragende Höhe und Stärke des vorderen Aussenhöckers gegenüber dem hinteren bei den Carnivoren — nicht einmal bei allen, nämlich nicht bei den Subursen und Ursiden, nicht einmal bei den Creodonten, wenigstens nur bei denjenigen Creodonten, die im Sinne Matthews (s. Schlosser Zool.-Lit.-Bericht für 1901 im Arch. f. S. F. I. 1903 04, S. 24) direkte Ahnen der Carnivoren sind — ist spezifische Differenziation.

Ein durchgehender Zug durch das Backzahnsystem der gesamten hier betrachteten Säugetiergruppen ist nun, wie bekannt, dass (soweit nicht wie bei den p und z. T. bei den d Reduktion eines oder Verschmelzung beider Aussenhöcker stattgefunden hat und wo dann einfache Verzahnung eingetreten ist) je der untere Backzahnhöcker dem entsprechenden oberen stets vorgreift, dass also von der Seite gesehen sich von vorn nach hinten folgen: u. vorderer Aussenhöcker, o. vorderer Aussenhöcker, u. hinterer Aussenhöcker und o. hinterer Aussenhöcker.

Eine weitere Eigentümlichkeit ist, dass der obere Backzahn, wie dies Schlosser sehr eindringlich hervorgehoben hat, mit seiner Aussenwand über die des unteren hinübergreift, dass also der Unterkiefer mit seiner ganzen Bewegungsamplitude stets innerhalb der Breite des Oberkiefers liegt. Ob aber die 2 Innenhöcker mit den Aussenhöckern alternierend oder opponiert auftreten — das sind für einzelne Gruppen zwar sehr bestimmte Charakterisierungen, ein allgemeiner Wert kommt diesem Kennzeichen jedoch nicht zu, da dieses Verhältnis selbst bei nahe verwandten Gattungen zu sehr dem Wechsel unterworfen ist, als dass es allgemeinen Wert hätte. Im Falle dass die Höcker opponiert stehen, also streng paarweise auftreten, was stets bei mahlenden Zähnen (mit zur Kiefernachse senkrechter horizontaler Unterkieferbewegung) vorkommen muss, entstehen durch diese Bewegung Zahnkämme und Zahnfurchen, die sich o. und u. entsprechen.

Ober- und Unterkieferbackzähne wirken bei den nur mit vertikaler Unterkieferbewegung ausgestatteten Gruppen, wie z. B. bei den Carnivoren, wie Hackklotz und Hackmesser, aber bei den ausserdem mit horizontaler, mahlender Unterkieferbewegung ausgestatteten Gruppen, wie z. B. bei den Paarhufern, wie 2 prähistorische Mahlsteine, nur dass hier der grössere Stein — die feste ruhende Platte, der Bodenstein — unten liegt und der bewegliche Mahlstein — der Läufer — oben darüber hin- und hergeht, während dort die Mahlplatte, die obere Backzahnreihe, oben liegt und die Unterkieferbackzahnreihe — gewöhnlich und naturgemäfs schmäler, als die obere Backzahnreihe — von der Kraft der Kaumuskeln bewegt sich unter der Oberkieferbackzahnreihe hin- und herschiebt, mahlt und malmt. Ausser dem Mahlgeschäft hat der bewegliche Unterkiefer, abweichend von dem Läufer der Kornmühle, noch die Aufgabe, die Nahrung auf den Zähnen festzuhalten, damit sie nicht herabfällt. Überhaupt ist, das sei hier eingeschaltet, der Unterkiefer der formgebende, bestimmende Teil des Gebisses, der Oberkiefer dagegen der formempfangende, bestimmte Teil und alle Veränderungen des Gebisses müssen sich zuerst am Unterkiefer zeigen und natürlich am meisten bei den mit mahlender Bewegung ausgestatteten Tiergruppen.

Bei dieser strengen Abhängigkeit der Formentwickelung der oberen Backzähne von der der unteren kann auch der von Schlosser: »Über die Beziehungen der ausgestorbenen Säugetierfaunen und ihr Verhältnis zur Säugetierfauna der Gegenwart« im Biolog. Zentralblatt VIII. Band Nr. 19 und 20, S. 589 aufgestellte Satz, dass »die Verkürzung der

Gesichtspartie und deshalb auch eine geschlossene Zahnreihe sich stets nur bei Säugetierstämmen fänden, die am Ende ihrer Entwickelung angelangt seien«, nicht für richtig gehalten werden. Im Gegenteil, zur Erlangung der typischen Zahnausbildung ist gerade geschlossene Zahnreihe und vollkommener Antagonismus der Zähne nötig gewesen. Auflockerung der Zahnreihe und die sie bedingende Verlängerung der Geruchs- und Schnauzen- (Rüssel-) Partie ist sekundäre Erwerbung, die die typischen Zahnverhältnisse zerrüttet und umgestaltet. Man verstände sonst auch nicht, wie Tiere mit ganz oder nahezu geschlossener Zahnreihe überhaupt noch existieren, während andererseits nicht zu leugnen ist, dass auch ganze Stämme mit lockerem Gebiss, wie die Achaenodontinen und Anthracotherien (um nur Paarhufer zu nennen!) den Weg des Todes gegangen sind.

Als Stützen der Ansicht, dass die Zähne der gesamten Backzahnreihe der hier betrachteten Säugetiergruppen ursprünglich gleich gebaut waren und sich von den mittelsten sowohl nach vorn wie nach hinten differenziert haben, sind folgende Punkte anzuführen:

1. Sämtliche Prämolaren und Milchzähne sind, soweit nicht Reduktion stattgefunden hat, in der Aussenwand 2 wurzelig, ebenso wie die Molaren. Selbst die Eckzähne sind bei einigen Gattungen noch 2 wurzelig, so die oberen Eckzähne bei der Perissodactylen-Gattung Macrauchenia [1]); ferner bei Erinaceus, s. Schlosser Referat über Leche im Zool.-Lit.-Bericht für 1897 im Arch. f. Anthropol. XXVI 1899/1900, S. 185, bei Talpa und Gymnurus, s. Schlosser »Paläontolog. Notizen« im Morpholog. Jahrb. XII, S. 289, vergl. auch Schlossers Referat über Leche »Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere, II. Phylogenie, 1. Heft, »die Familie der Erinaceiden« im neuen Jahrbuch f. Min. 1904, II. S. 145, wonach Leche aufstellt, dass die ursprüngliche Form der oberen c der Erinaceiden prämolarartig war, also mit hoher Krone und 2 Wurzeln. Da dieser Zahn bei Erinaceus trotz seiner Kleinheit 2 Wurzeln besässe, so könne er nur aus einem p-ähnlichen Zahn und nicht aus einem typischen c entstanden sein.

2. Bei den Perissodactylen gleicht mindestens der letzte Prämolar dem 1. und 2. Molaren und zwar schon bei den ältesten Formen. Bei Hyracotherium hat der o. p_1 und p_2

[1]) Nach Zittel Fig. 214. S. 271 ist sogar nicht allein der d c, sondern auch noch d i_3 des Unterkiefers 2 wurzelig.

in der Aussenwand 2 Höcker und in der Innenwand 1 Höcker, je mit einer Wurzel. p_3 und p_4 sind reduziert, haben aber noch 2, den ursprünglichen Aussenwurzeln entsprechende Wurzeln in der Längsaxe des Kiefers. Die u. p_1 und p_2 sind ebenfalls wesensgleich den nächst angrenzenden Molaren m_1 und m_2. Ähnlich ist es bei Palaeotherium. Ähnlich ist es auch bei den Proterotheriden, ferner bei den ältesten Tapiriden, nämlich den Lophiodontiden; desgleichen bei den ältesten Rhinocerotiden, nämlich Hyracodon und Amynodon; den ältesten Titanotheriden, nämlich den Palaeosyopinen und auch bei den Chalicotheriden. Allerdings haben sich im Laufe der späteren Entwickelung bei diesen extremen Pflanzenfressergruppen auch die dritten Prämolaren den hintersten Prämolaren und somit den vorderen Molaren ganz oder fast ganz angeglichen, während jedenfalls der vorderste p entweder noch seine, der extremen Lage entsprechende reduzierte Form behielt oder ganz schwand. Kommt nun auch später Angleichung vor, so doch jetzt nicht mehr an die generalisierten Primitivformen der Backzähne, sondern an die inzwischen spezialisierten hinteren Prämolaren und vorderen Molaren. Jedoch hat der alte, im wesentlichen gleiche Strukturplan auch noch bestimmend bei der späteren Angleichung gewirkt, da das Fundamentalverhältnis, die 2 höckerige und 2 wurzelige Aussenwand, und damit der alte Antagonismus nur zum Teil ganz, zum anderen Teil aber nur wenig, zum Teil gar nicht verrückt worden war.

3. Wie die Perissodactylen verhalten sich auch deren condylarthre Vorgänger, wenigstens die sicher hierher gehörigen Phenacodontiden.

4. Auch die wahrscheinlich ebenfalls ziemlich eng mit den Perissodactylen oder deren Ahnen zusammenhängenden Proboscidier verhalten sich ebenso.

5. Bei den verwandten Amblypoden tritt das Gesetz noch sehr viel schärfer hervor, indem hier die ganze Backzahnreihe noch sehr einheitlich ist und kaum der vorderste p (p_4) und der hinterste m (m_3) Abweichungen von der für alle Backzähne als ursprünglich angenommenen Form zeigen — abgesehen von der von hinten nach vorn zu abnehmenden Grösse.

6. Völlig schliessen sich diesen Gruppen an hinsichtlich des Zahnbaues die entschieden verwandten Toxodontier, Typotheriden, Hyracoiden und Tillodontier, von welch letzteren nach neueren Untersuchungen die Familie der Stylinodontiden die Ahnen gewisser Edentaten enthält. An diesen Gruppen scheint sich auch ein Übergang an die Nager zu vermitteln.

7. Auf der anderen Seite scheinen diesem an die Spitze gestellten Backzahnstrukturplan die Halbaffen und Affen, die Insectivoren und Fleischfresser und schliesslich auch die Paarhufer nicht in gleichem Maſse zu folgen. Bei näherem Zusehen gewahrt man aber, dass auch hier mindestens der letzte Prämolar ursprünglich den beiden vordersten Molaren gleich oder ganz ähnlich gebaut ist oder war und dass sich dann alle Veränderungen leicht auf die ursprüngliche Form zurückleiten lassen. Die Hauptabweichung dieser Gruppen (ausschl. Paarhufer) beruht darin, dass die 3 vorderen Prämolaren sich viel weiter und fester spezialisiert haben und dass die hinteren und besonders der jeweilig hinterste Molar einer häufig mit Schwund verbundenen Reduktion[1]) erlegen ist oder eine eigenartige Modifikation zeigt.

Das eben Gesagte für die Carnivoren und die ihnen so nahe stehenden Paarhufer zu erhärten, wird die Aufgabe der weiteren Ausführungen sein. Für die übrigen Gruppen mögen einige erläuternde Daten kurz Platz finden. So ist der o. p_1 von Adapis trituberkulär und hat 2 Aussen- und 1 alternierenden Innenhöcker, während die m allerdings ausserdem auch noch einen, wenn auch schwächlichen hinteren Innenhöcker festhalten. Dem o. p_1 entsprechend ist auch der u. p_1 in der Aussenwand (Längswand) 2 höckerig, s. Schlosser »Paläontol. Notizen« im Morphol. Jahrbuch XII, 1886, S. 290. Auch der o. p_1 des eocänen Primaten Indrodon hat 2 Aussen- und 1 Innenhöcker, s. Schlosser Referat für 1895 über Osborn im Arch. f. Anthropol. XXV, 1898, S. 177. Jedoch ist dieser primitive Zustand im allgemeinen nicht mehr affenartig. Ganz und gar nicht affenartig ist, dass selbst p_2 noch in der Aussenwand 2 höckerig ist und es wird daher Plesiadapis, bei Zittel S. 700 und Fig. 579, von Schlosser, Bericht für 1892, Arch. f. Anthropol. XXIII, 1894/95, S. 141 mit Recht aus den Affen ausschieden; Schlosser hält ihn für einen altertümlichen Nager.

8. Bei den Insectivoren ist aber der letzte o. p (p_1) sehr häufig noch molargleich, s. Zittel S. 559, so z. B. bei Erinaceus, Centetes

[1]) Jedoch mit Ausnahme der Subursen, bei denen zwar auch der m_3 geschwunden ist, dagegen m_2 keine Reduktion erleidet, vielmehr nicht allein genau wie m_1 in seinem vollen Inhalt erhalten, sondern sogar noch erweitert [mit dem Abschlusslobus] erhalten ist. Dies ist ein Fingerzeig, dass der Schlusslobus nicht allein auf den 3. (letzten) Molaren beschränkt ist, sondern jeden jeweiligen unteren Schlusszahn zukommen kann. s. auch S. 265 beim Menschen.

und den Solenodontiden, vergl. auch das Referat von Schlosser für 1897, über Leche im Arch. f. Anthropol. XXVI, 1899/1900, S. 185/6.

9. Vor allem aber sind mindestens die hintersten Milchzähne (d_1) den Molaren fast bei allen Säugetieren gleich oder annähernd gleich. Bei den Perissodactylen sind jedoch wiederum nicht allein die hintersten, sondern mehr oder weniger sämtliche Milchzähne (bis auf den vordersten) den Ersatzzähnen und somit auch den Molaren gleich oder sehr ähnlich. Einzelne Ausnahmen von dieser Regel bei den Insectivoren, wo überhaupt die Verhältnisse des Milch- und Prämolargebisses vielfach entweder zerrüttet oder eigenartig entfaltet sind, bestätigen nur die Regel. Ja die fast völlige Zerrüttung des Milchgebisses der Marsupialer lässt sich wohl am besten als durch Reduktion erfassen. Dafür bewahren die Marsupialier einen primitiveren Zahnzustand insofern, als die Zahnreihe nach vorn noch nicht auf die für die Säugetiere typischen Zahlen der 3 i, 1 c und 4 p fixiert ist. Es lässt sich die strukturelle Gleichheit der Milchzähne mit den Molaren, wenn nicht einzig, so doch am besten durch einen uranfänglich gleichen Bau der sämtlichen, mindestens der mittleren Backzähne erklären, einerlei ob nun Milchbackzähne und Molaren einer und Prämolaren einer folgenden Dentition angehören oder ob die Milchbackzähne der einen und die Prämolaren mit den Molaren der folgenden Dentition angehören.

10. Und nicht minder leicht lässt sich andererseits auch die sowohl bei den Prämolaren und vorderen Milchbackzähnen wie bei den hintersten Molaren eintretende abweichende Ausgestaltung durch Differenzierung erklären. Es ward nämlich, abgesehen von allerdings vielfach vorhandenen besonderen Ausgestaltungen der Vorderpartie, der Stellung im Kiefer entsprechend, die vordere Backzahnpartie zu einem Beutegreifapparat mit schliesslich kegelförmigen Fang- und Festhaltezähnen gegenüber den andererseits sich mehr und mehr zum eigentlichen Kaugeschäft ausbildenden hinteren Molaren. Es wird also verständlich, dass bei fortgeschrittener Differenziation des Backzahngebisses, wie solche bei Carnivoren und Paarhufern vorliegt, auch die Milchzähne als die im jugendlichen Alter zeitweilig einzigen funktionierenden Zähne die volle Spezifikation des gesamten definitiven Gebisses aufweisen: dass also, um mit Rütimeyer, Schlosser und Stehlin zu reden, das Milchgebiss eine verkleinerte Ausgabe, ein verkleinertes Instrumentarium des späteren definitiven Gebisses ist und sein muss. Nur wird festzuhalten sein, dass sich das Milchgebiss bei diesen Gruppen

pari passu mit dem definitiven entwickelt hat, dass also sowohl die Komplikation der hinteren Milchzähne als auch die Reduktion der vorderen sich gleichzeitig mit der spezifischen Ausbildung der Molaren und Prämolaren vollzogen hat, jedoch so, dass stets das definitive Gebiss den ersten Schritt zur Weiterentwickelung tat. Entsprechend dem spezialisierten heterodonten definitiven Gebiss der Carnivoren und Paarhufer ist also auch das Milchgebiss heterodont und es ist auch in ihm das Verhältnis des malmenden und mahlenden Teils zum schneidenden und fangenden ungefähr dasselbe.

Ehe auf das eigentliche Problem, nämlich die Ableitung des Milchgebisses und damit zusammenhängend auch des Prämolargebisses der Paarhufer von dem der Carnivoren oder vielmehr von dem eines beiden Gruppen nahestehenden Ahnen, eingegangen wird, sei es noch gestattet 2 Fragen an die Spitze zu stellen, die das Problem scharf beleuchten.

Wenn nämlich die Prämolaren der Paarhufer ursprünglich nur einfache Kegelzähne waren, wie kommt es dann

1) dass die Prämolaren bei den Unpaarhufern, also bei den angeblich so nahen Verwandten der Paarhufer, mit denen diese gemeinschaftlich von den Condylarthren abstammen sollen, bei zunehmender Komplikation von hinten nach vorn durchaus molarähnlich oder -gleich werden, während die Prämolaren der Paarhufer so grundverschiedene Wege dabei einschlagen und im allgemeinen nicht molargleich werden oder geworden sind;

und 2) dass trotz der angeblich so nahen Verwandtschaft der Huftiere, d. h. der Unpaarhufer und der Paarhufer sich trotzdem die Paarhufer ebenso wie im Skelett, so auch im Zahnbau um so viel enger an die Carnivoren anschliessen?

Die Beschäftigung mit diesen Fragen hat mich auf eine genauere Vergleichung der Milchzähne der Paarhufer mit denen der Carnivoren hingewiesen und mir gezeigt, dass derselbe innige Zusammenhang zwischen Molaren und Prämolaren und Milchzähnen bei beiden besteht. Die getreueste Wiederholung des ersten oberen Molaren durch den ersten oberen Milchzahn bei beiden Gruppen, und, zunächst und augenscheinlich wenigstens bei den Carnivoren, des ersten unteren Molaren durch den ersten unteren Milchzahn konnte nach dem oben Vorgetragenen nicht mehr befremden. Es zeigte sich aber auch ferner, dass trotz anscheinender teilweiser, formaler und funktioneller Inkongruenz der

ersten unteren Molaren bei Carnivoren und Paarhufern eine geradezu staunenswerte strukturelle Verwandtschaft zwischen dem ersten unteren Milchzahn bei beiden Gruppen besteht. Die verschiedene Ausgestaltung des o. d_2 liess sich sodann leicht aus der verschiedenen Richtung begründen, die die Paarhufer nach ihrem Ursprung aus generalisiert, aber noch nicht spezifisch carnivorenartigen Ahnen nahmen. Die Untersuchung endete mit der Erkenntnis, *dass die grosse Gruppe der Huftiere heterogen und daher aufzulösen sei. Einerseits bilden die Unpaarhufer eine sehr alte, grosse und relativ primitive Gruppe*, die sich im Zahnbau wie Skelett mit mehreren anderen anscheinend isolierten Gruppen von Säugetieren verbindet. *Andererseits schliessen sich aber*, wie dies schon mehrfach von *Schlosser* hervorgehoben worden war, *die Paarhufer engstens an die Carnivoren an.* Und zwar vermittelt sich dieser Anschluss, wie sich ergeben wird, nicht an den extremen Carnivoren, sondern an den primitiven, mehr omnivoren Carnivoren, d. h. an den *Ursiden* und besonders an den *Procyoniden*.

Von diesen aus sind die Verbindungen nach den typischen und extremen Carnivoren einerseits und nach den primitiven Paarhufern (Bunodonten und älteren Selenodonten) andererseits zu studieren. Den Ausgang haben die mittleren Zähne, d. h. m_1, p_1 und d_1 zu bilden und es sind die Veränderungen zu verfolgen, die die Backzahnreihe nach hinten uud vorn erleidet.

2. Die Molaren der Carnivoren und Paarhufer.

Die Struktur der typischen Molaren m_1 und m_2 sowie die Veränderungen, die diese Struktur weiter hinten beim m_3 erleidet, sollen in diesem Abschnitt geschildert werden. Es ist zuvor nötig, sich über gewisse neue Bezeichnungen zu verständigen.

Ich bezeichne:

den **v**orderen **A**ussenhöcker		mit	va.
« **h**interen	«	«	ha.
« **v**orderen **I**nnenhöcker		«	vi.
« **h**interen	«	«	hi.
beide **v**orderen Höcker		«	vv.
« **h**interen	«	«	hh.
« **ä**usseren	«	«	aa.
« **i**nneren	«	«	ii.

die Vorder**kn**ospe des unteren Backzahns mit Kn
(über die Auffassung s. Einleitung S. 253 ff.)
die **H**aupt**d**elle des unteren Backzahns mit Hd.
« **V**order- (oder Neben-)**d**elle des unteren Backzahns mit Vd.
« die **H**auptdelle (das Hinterhöckerpaar)
stützende **W**urzel des unteren Backzahns mit Hw.
« die **V**orderdelle (das Vorderhöckerpaar)
stützende **W**urzel des unteren Backzahns mit Vw.

Sekundäre Elemente (Höcker, Knospen, Basalwülste und -pfeiler) werden unabgekürzt bezeichnet. Haupt-Antagonist des oberen Backzahns ist der entsprechende um eine Höckerlänge mehr nach vorn gerückte untere; Nebenantagonist oder Vorderantagonist des unteren Zahns der nächstvorhergehende obere Backzahn. Antagonist ist also stets ein voller Zahn. Soll ein antagonisierendes Einzelelement (Höcker, Delle oder entsprechende Wurzel) bezeichnet werden, so heisst dieses Element Antagonent.

Normal heisst die von mir zu Grunde gelegte Urstruktur der oberen und unteren Backzähne: typisch dagegen die jeweilige Ausgestaltung in den einzelnen Gruppen. Zur Schilderung des Antagonismus des u. Hauptantagonisten ist es nötig, den Antagonenten hi des o. Neben- oder Vorderantagonisten jeweilig mit zu berücksichtigen. Es wird stets ausgegangen vom o. m_1 und u. m_1 (als Hauptantagonisten).

A. Carnivoren.

Unterkieferbewegung rein (oder fast rein) vertikal, klappend, die Nahrung zermalmend.

I. Procyoniden oder Subursen.

a) Ailurus. 3. 1. 3. 2.
3. 1. 3. 2.

(Abbildung s. Giebel, Naturgesch. d. Tierreichs I Leipzig 1859, S. 207, Fig. 347 und de Blainvillle, Ostéographie, Subursus, Pl. XI.)

(Mir lag ein Exemplar der Königl. Zoolog. Sammlung zu Berlin vor.)

[o p_1. hi wohl ausgebildet.]

o m_1. vi stark querverbreitert und verdickt.

Auf der Innenseite ein Basalwulst mit Ansatz eines Basalhöckerchens zwischen vi und hi. Auf der Aussenwand vorn, in der Mitte und hinten beträchtliche basale sekundäre Nebenhöcker.

u. m_1. hi tritt doppelt auf oder vielmehr es schiebt sich mittenwärts zwischen vi und hi ein sekundärer Höcker ein. Kn stark entwickelt, einwärts gerückt. Die aa gleich stark oder der va wenigstens nur unmerklich höher als der hintere. Keine Reisszahnentfaltung.

Antagonismus normal und für die Procyoniden typisch: der hi des o. m_1 antagoniert mit der vorn offenen oder vielmehr durch die hh des u. m_1 abgeschlossenen Vd des m_2, also direkt mit dem Tal zwischen den beiden Molaren (d. h. zwischen den hh des m_1 und den vv des m_2).

o. m_2 ähnlich aber kleiner als m_1, nur tritt der vi noch mehr hervor, der hi noch mehr zurück.

u. m_2 ähnlich m_1, jedoch ist Kn wie gewöhnlich bei den hinteren u. m unterdrückt.

Da bei den Procyoniden auf m_2 kein dritter m mehr folgt, so ist m_2 Abschlusszahn und dem u. m_2 ist, in der auch sonst — ganz besonders bei den Paarhufern, aber dort am m_3 — normalen Weise, hinten der unpaare Abschlusshöcker zum Abschluss der oberen Zahnreihe eigen; der Abschlusshöcker greift in die Hinterbucht der hh des o. m_2.

Dieser unpaare Schlusshöcker des unteren Schlussmolaren ist eine Erscheinung, die nicht auf die Subursen allein beschränkt ist, sondern sich auch bei vielen anderen Gruppen mit nicht reduzierten jeweilig letztvorhandenen Molaren wiederfindet; während sie sich bei den Ursiden und typischen und extremen Carnivoren vermöge der starken Reduktion des letzten vorhandenen Molaren nicht vorfindet.

Der unpaare Schlusshöcker tritt auf — und zwar an dem jeweilig letztvorhandenen u. Molaren, d. h. m_3 (nicht wie bei den Subursen bei m_2) — bei vielen Perissodactylen so bei den Tapiriden Lophiodon und Systemodon (s. Zittel, Fig. 218 und 219; bei den Titanotheriden Palaeosyops (Fig. 242) und Titanotherium (Fig. 250) bei den Equiden Hyracotherium (Fig. 173), Pachynolophus (Fig. 180), Palaeotherium (Zittel, Fig. 185) usw., aber auch bei den Prosimiern (Pachylemuriden), so bei Pelycodus und Hyopsodus (Fig. 570, 571), Nekrolemur (Fig. 577), Adapis (Fig. 573, 574), ganz besonders aber bei allen Paarhufern. Dieser unpaare Schlusshöcker ist eine notwendige Begleit- (Korrelativ-) Erscheinung des Vorgreifens der Höcker der u. m vor die der oberen und ist dem Bestreben entsprungen, die oben hinten überstehende Kaufläche genau abzuschliessen, d. h. durch Usur gehörig auszunutzen und auch zu ver-

hindern, dass ein etwa nicht durch Usur abzunutzender oberer Zahnüberstand störend sich geltend mache.

So ist auch bei den Anthropomorphen einschliesslich Homo und zwar nicht allein der u. letzte, sondern auch der mittelste und vorderste Molar und letzte und vorletzte Milchzahn 5 höckerig und zwar fügt sich der 5. Höcker als unpaarer 3 ter etwas auf der Aussenseite des Zahns an. Dieser unpaare Höcker muss auch hier als Talon, als Schlusshöcker, angesehen werden und dient zum jeweiligen Abschluss der erst in längeren Zwischenzeiten erscheinenden Milchzähne und Molaren, da der jeweilig letztdurchgebrochene längere Zeit funktionell Schlusszahn ist. Die Stellung mehr auf der Aussenseite entspricht dem Alternieren der Höcker. Das Vorkommen dieses Schlusshöckers auch auf den Milchzähnen, eine spezifische Neuerwerbung der Anthropoiden, ist ein weiterer Beweis der Pari passu = Spezifikation der Milchzähne und Molaren. Dieselben Ursachen dürften auch bei den Suiden die Verlängerung der m_3 (und m_2) bewirkt haben. Ich bin auch geneigt, die ganze Entwickelung, die die Proboscidier-Reihe durchgemacht hat, auf diesen Schlusslobus zurückzuführen. Dinotherium ist ein äusserst wichtiges Übergangsglied. Noch sind alle 3 Molaren neben 2 Prämolaren — aber 3 Milchzähnen — entwickelt. Der u. m_3 hat den Schlusslobus, aber auch m_2 und m_1 und selbst d_1. Bei m_1 und d_1 ist er allerdings stärker als bei m_2 und m_3; das dürfte durch eine Verschiebung des Schwerpunktes von hinten nach vorn auf m_1 zu erklären sein. Der Durchbruch der m dürfte in sehr langen Zwischenzeiträumen erfolgen, so dass jeder jeweilig durchgebrochene Zahn längere Zeit Schlusszahn ist. Die letzte und äusserste Konsequenz dessen haben die Elephanten gezogen, wo der jeweilig folgende Zahn erst durchbricht, wann der vorhergehende abgenutzt ist und so immer nur ein Backzahn in Funktion steht. Die vom hintersten u. m (m_3) auf m_2, m_1 und d_1 übertragene 3-Teiligkeit hat bei Dinotherium zunächst die 3-Teiligkeit auch aller in Frage kommenden oberen Antagonisten im Gefolge gehabt, also vom o. m_3, m_2, m_1 und d_1. Aus der 3-Teiligkeit ist bei Mastodon und Elephas 4—6- und Vielteiligkeit geworden (Lamellenbildung).

Antagonismus des o. m_2 typisch bis auf den hi, der hier in Ermangelung eines u. Hinterantagonisten statt in die Vd. des letzteren natürlich in die vom Schlusshöcker des u. m_2 hinten abgeschlossene, vikarierende hintere Delle eingreift.

b) Procyon. $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 2.}{3.\ 1.\ 4.\ 2.}$

(Abb. s. Giebel „Odontographie“, Taf. XIV. Fig. 7. Pr. cancrivorus und Fig. 11. Pr. lotor und Blainville wie a); Exemplar aus Berlin.)

[o. p_1. hi deutlich.]

o. m_1. vi stärker als hi: vor ihm — jedoch noch in seinem Regime, d. h. in die Hd des u. Hauptantagonisten eingreifend — noch ein sekundärer Innenhöcker.

u. m_1 typisch. Kn stark, einwärts gerückt, keine Reisszahnenthaltung.

Antagonismus normal, nur dass wie auch bei Ailurus der hi des o. m_1 in die vikarierende Depression zwischen u. m_1 und m_2 eingreift, da die Kn des u. m_2 nicht oder nur unvollkommen ausgebildet ist.

o. m_2 kleiner als m_1, stark reduziert, fast dreieckig, da hi bis auf einen kleinen der Aussenwand genäherten Rest unterdrückt ist.

Sekundärer Innenhöcker vor dem vi wie beim o. m_1.

u. m_2 der Struktur nach ähnlich wie bei Ailurus, keine eigentliche Kn mehr und daher nur unvollkommene Vd.

Antagonismus hinsichtlich Vd s. oben beim Antagonismus von m_1, sonst wie beim Ailurus, besonders auch hinsichtlich des hi des o. m_2 und des Schlusshöckers des u. m_2.

c) Nasua. $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 2.}{3.\ 1.\ 4.\ 2.}$

(Abb. s. Giebel „Odontographie“, Taf. XIV. Fig. 1–3 und Blainville wie a); je 1 Exemplar aus der Berliner und der Wiesbadener Sammlung.)

[o. p_1. hi reduziert.]

o. m_1 durchaus typisch, vi nur wenig stärker als hi.

u. m_1 durchaus typisch, nur ist die völlig einwärts gerückte Kn dem vi stark genähert und die Vd daher schmal. (Der Zahn erinnert hierin an gewisse Anoplotheriden, jedoch dürfte die Ähnlichkeit, wie unten nachgewiesen werden wird, nur eine sehr äusserliche sein. Eine völlige Verschmelzung ist leicht in Aussicht zu stellen, dann nämlich, wenn der schon stark reduzierte Antagonent, der hi des o. Vorderantagonisten, des o. p_1 noch mehr reduziert werden sollte, als er schon ist.

Antagonismus typisch, nur hinsichtlich des hi des o. m_1 mit dem hinteren Nebenantagonisten (u. m_2) genau wie bei Procyon.

o. m_2. hi geschwunden, Zahn daher dreieckig.

u. m_2, typisch, jedoch Kn geschwunden und daher Vd reduziert (s. oben bei m_1). Abweichend von den beiden bisherigen Subursen ist bei Nasua kein unpaarer Schlusshöcker ausgebildet: der etwas nach hinten verschobene hi schliesst unten ab. Bei der einem Wegfall nahe kommenden Reduktion des hi des o. m_2 bedarf es auch keines besonderen Schlusshöckers mehr.

Nasua hat in den Zähnen grosse Ähnlichkeit mit Paarhufern, teils mit Schweinen teils mit Anoplotheriden, so beim u. m_1 und m_2 und allgemein durch einen gewissen Selenodontismus, verursacht durch horizontale Unterkieferbewegung, also durch »Molarisierung« der Zähne. Auch der Bau der Eckzähne und mehr noch der Incisiven erinnert auffallend an die Suiden. Die Zangen (o. i_1) und die Mittelschneidezähne, o i_2 der Schweine sind in den i_1 und i_2 von Nasua vorgebildet. Desgleichen der Abstand und die Form der o. und u. i_3: desgleichen der Abstand der u. p_4 und p_3, wenn auch der obere p_4 einen kleinern Abstand von p_3 bei Nasua hat, was bei Sus nicht der Fall ist. Hinsichtlich der Ähnlichkeit von Nasua und Cercoleptes mit den Lemuren und Pachylemuren (s. S. 268).

d) Arctitis $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 2}{3.\ 1.\ 4.\ 2.}$

(Blainville wie a); Exemplar aus Berlin).

Die Strukturverhältnisse aller Zähne sind stark verwischt und reduziert.

[o. p_1. hi unterdrückt].

o. m reduziert. hi verschwunden.

u. m desgleicher reduziert. Kn erhalten und einwärts verschoben.

Vd deutlich. hh reduziert, gerade noch eben als von den vv geschieden in dem hinteren Wulst zu erkennen.

Hd deutlich. va viel strärker als ha.

Antagonismus. Durch Unterdrückung des hi des o. p_1 hat die Vd keinen Antagonenten mehr, das aus vv und Kn bestehende Höckerdreieck ragt also frei in die Lücke zwischen den Innenteilen von o. p_1 und m_1 hinauf: eine Reisszahnausbildung ist aber trotzdem — entgegen den typischen und extremen Carnivoren – nicht eingetreten, da die Kn in ihrer binnenwärtigen Lage verharrt, wie bei den übrigen Subursen.

Arctitis ist ein sanfter, wohl mehr omnivorer Suburse. Man sieht also, dass die Zahnelemente va und Kn des u. m_1 erst dann zu besonderen Formen (Reisszahnfleischschere) ausgestaltet worden, wann im übrigen die Lebensweise des Tiers dies bedingt, wie bei den typischen Carnivoren; wir werden unten sehen, dass diese Ausgestaltung bei letzteren aber auch selbst dann eintritt, wenn, wie beim Milchgebiss der Carnivoren die Verhältnisse hierzu viel ungünstiger liegen und noch der hindernde hi des o. d_1 erhalten ist.

o. m$_2$ zum Stift reduziert.

u. m$_2$ zu einem die Hd umschliessenden Höckerkranz reduziert.

Antagonismus. Der o m_2 fügt sich nur mehr noch als Ganzes in die Hd des u. m_2.

e) Cercoleptes $\frac{3.\ 1.\ 3.\ 2}{3.\ 1.\ 3.\ 2.}$

(s. Giebel, Odontographie Taf. XVI, Fig. 6 und 7 und Blainville wie a); 2 Exemplare aus Berlin).

[o. **p**$_1$. hi geschwunden].

o. m$_1$. hi desgleichen geschwunden. vi (vielleicht einschliesslich eines Basalwulstes) stark verbreitert und ganz abgeflacht.

u. m$_1$ ebenfalls flache Scheibe.

Antagonismus; die feineren Züge sind alle verwischt.

o. m$_2$ und **u. m**$_2$ ähnlich wie m_1, noch mehr reduziert. Das ganze Gebiss, aber nicht nur von Cercoleptes allein sondern von allen Subursen, ist zwar der Zahnformel nach von den Lemuren, die auch in der Ausgestaltung der vorderen p (p_4) Spezialitäten zeigen, unterschieden, weist aber sonst unverkennbare Übereinstimmung mit diesen auf, so dass ich nicht umhin kann mit Lockwood »The ancestry of Nasua« nach dem Zool.-Lit.-Bericht für 1886 von Schlosser im Arch. f. Anthrop. XVIII 1888/9 S. 120, der auch das Skelett berücksichtigt, in den Subursen oder vielmehr in den Subursenahnen auch die Ahnen der Lemuriden (Pachylemuriden) und somit des weiteren der Prosimier und Simier zu sehen, s. auch Schlosser »Die Affen, Lemuren« etc. III, D. 24. Anmerk 1.

Zum Beleg wie nahe der bei den Procyoniden (Suburser) vorhandene, primitive, einzig durch Verlust des m_3 reduzierte Zahnbau und Zahnmechanismus und -antogonismus mit dem der Lemuren, Condylarthren und Insectivoren verwandt ist, füge ich einige Beispiele an.

Adapis Parisiensis (Zittel Fig. 573) $\frac{2.\ 1.\ 4.\ 3}{2.\ 1.\ 4.\ 3.}$

hat also einen Schneidezahn weniger als normal, aber das volle Molargebiss. Der Zahnbau ist den Procyoniden z. B. Nasua sehr ähnlich. Kn schwach, jedoch Vd wohl ausgebildet, ebenso der obere Antagonent hi des Vorderantagonisten.

Andere primitive Lemuren haben sogar noch die volle Incisivenzahl, z. B. Lemuravus.

Unter den Condylarthren scheinen den Zähnen nach recht nahe verwandt mit Ailurus und ähnlichen Formen die Pleuraspidotherien; aber auch Phenacodus (Zittel Fig. 160 und 161) hat Verwandtschaft.

Unter den Perissodactylen sei nur unter vielen an die Hyracotherinen (Zittel Fig. 173, 176—183) und Titanotheriden z. B. Palaeosyops (Zittel Fig. 242) und Chalicotherium (Zittel Fig. 253) erinnert, wo bei den oberen Molaren besonders klar der stärkere vi und der schwächere hi zu sehen ist, während die u. m aus Hd und Vd mit ihren typischen Umrahmungen bestehen, auch der letzte u. m (m_3) den Schlusshöcker aufweist. Klar ist hier auch zu sehen, dass die ganze Backzahnreihe nur eine ursprünglich einheitliche, nach vorn an Grösse abnehmende und mit abnehmender Grösse auch gestaltlich verkümmernde Formenreihe darstellt. Auch die Amblypoden (Zittel Fig 358, 360, 363, 364), und unter den Tillodontiern die Esthonychiden (Zittel Fig 419) zeigen besonders klar diese Verhältnisse.

Unter den Insectivoren ist kein Gebiss lehrreicher als das des Igels. Der Bau und Antagonismus der Molaren ist im wesentlichen derselbe wie bei den Procyoniden, nur dass dort auch noch der u. m_2 eine die Vd umrahmende Kn zeigt, wenn auch alle Höcker, der Lebensweise des Tieres entsprechend, zu spitzen Nadeln spezialisiert sind. Besonders wichtig ist das idente Verhältnis beim Übergang der m zu den vorderen p, also bei m_1 und p_1. Schritt für Schritt, Zug für Zug wiederholen sich beim Igel alle weiter unten bei den Subursen und Carnivoren (und Paarhufern) zu besprechenden Reduktionen und Umformungen. Nirgends besser als am Igel können diese Veränderungen in ihrer Folge und die ganze Backzahnreihe in ihrem engen Zusammenhang erkannt werden.

II. Ursiden. $\frac{3.\ 1.\ 4(-1)\ 2}{3.\ 1.\ 4(-0)\ 3}$

(Exemplare aus Wiesbaden, Berlin und München).

[**o.** $\mathbf{p_1}$. hi mit Tendenz zur Reduktion, ja bis zum Schwund].

o. $\mathbf{m_1}$ normal. Zahn bei den Ursiden typisch in die Länge gezogen, die ii niedriger als die stärkeren aa.

u. $\mathbf{m_1}$ und Antagonismus. Der u. m_1 noch ziemlich normal, doch ebenfalls in die Länge vorgezogen und die ganze Vorderpartie (vv und Kn) gegenüber dem normalen Antagonismus der Aussenhöcker um $^1/_2$ Höckerbreite vorgeschoben, so dass va hinter den ha des o. p_1 tritt, statt zwischen den ha des o. p_1 und va des o. m_1; dementsprechend steht die Kn hier hinter dem va des o. p_1. Es ist damit der Reisszahnmechanismus der Carnivoren angedeutet, wenn er auch bei den Ursiden nicht oder noch nicht in typischer Weise zur Entfaltung kommt. va ist am stärksten, ha schon niedriger, »talon«artig. Dasselbe Verhältnis bei ii. vi wie stets bei den Carnivoren — dies ist auch schon bei den Subursen angedeutet — etwas rückwärts verschoben. Kn deutlich, schon mehr mittwärts gerückt, also auch darin der typischen Reisszahnstruktur mehr genähert, die typische Fleischschere anbahnend, wie ja sicher diese Elemente des u. m_1 und o. p_1 schon als solche auch bei den Ursiden wirken. Neigung zu sekundärer Höckerbildung auf der Innenwand.

o. $\mathbf{m_2}$ wie o. m_1, nur weit nach hinten zu einem flachen tellerförmigen runzeligen Anhang ausgezogen, der bei Hyaenarctos noch nicht vorhanden ist (s. Zittel Fig. 534).

u. $\mathbf{m_2}$ normal, jedoch wie bei m_1 Neigung zu sekundären Höckern, vv am stärksten, hh »talon«artig, vi stärker als va. Vd als solche erhalten und flachschüsselförmig; der vordere Abschluss, die Kn, unterdrückt.

Antagonismus normal. Kein Schlusshöcker, da der noch vorhandene, aber stark reduzierte, ebenfalls flach tellerförmig runzelig gewordene m_3 im Ganzen als solch ein Schlusshöcker fungiert und den sekundären hinteren Anhang des o. m_2 befriedigt. Es kann daraus geschlossen werden, dass der u. m_3 früher einmal schon noch mehr reduziert war, aber mit der sekundären Vergrösserung des o. m_2 pari passu nach hinten wieder sekundär erstarkte. Wir werden das gleiche

Verhältnis weiter unten bei den Melinen unter den Musteliden gewahren, wo aber nicht der o. m_2 und u. m_3 sondern die dort schliessenden o. m_1 und u. m_2 sich gerade so erhalten.

III. Typische Carnivoren: Caniden, Viverriden und Musteliden.

a) Caniden $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 2\ (3)}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$

[o. p_1. hi völlig verschwunden].

o. m_1 im Ganzen normal, hi etwas nach der Aussenwand des Zahnes zu verschoben. Innen mäfsiger Basalwulst, Zahn breiter wie lang.

u. m_1 den Komponenten nach normal, jedoch in ganz verschiedener Ausbildung als bisher: typische Reisszahnstruktur. hh (der Talon) normal, nur etwas niedriger, va ausserordentlich verstärkt, in eine hohe Schneide ausgezogen, vi klein, etwas rückwärts gegen hi verschoben. Kn ganz in die Aussenwand gerückt, stark, wenn auch nicht so stark wie va und ebenfalls schneideartig ausgezogen. Vd als solche verschwunden, da ihr oben kein entsprechender Antagonent [hi beim o. p_1] gegenübersteht. Vd und Kn bilden die wesentlichen Bestandteile des u. Reisszahns, die Fleischscherendoppelklinge.

Antagonismus an sich völlig normal, nur dass, wie schon bei den Ursiden, va und Kn um $^1/_2$ Höckerbreite nach vorn vorgezogen sind, was mit der Ausbildung der typischen Fleischschere zusammenhängt. Oben wirken nach aussen übergreifend die ebenfalls als doppelklingige Fleischschere ausgestalteten beiden Aussenhöcker des o. p_1 entgegen. Vorderes Auflager der zu zerschneidenden Fleischmasse ist der vi des o. p_1, hinteres Auflager der vi des o. m_1.

o. m_2 bei Amphicyon (wo auch noch der o. m_3 erhalten ist) noch völlig normal wie ein typischer o. m_1, sonst meist bedeutend verkleinert und hi bis auf einen kleinen Rest oder völlig geschwunden.

u. m_2 völlig normal (bis auf die gegenüber m_1 fehlende Kn).

Antagonismus normal, nur statt der fehlenden Vd vikariiert die Depression zwischen hh des u. m_1 und vv der u. m_2. Kein Abschlusshöcker, als solcher fungiert vielmehr der zu einem Stift reduzierte u. m_3.

b) Viverriden $\frac{3.\ 2.\ 4.\ 2}{3.\ 1.\ 4.\ 2}$

ganz ähnlich den Caniden, nur ist ebenso wie beim v p_1 auch beim o. m_1 und m_2, der hi geschwunden; doch bewahrt Cynogale und Bassaris noch selbst beim o. p_1 neben dem vi auch den hi; beim o. m_1 von

Cynogale freilich statt der traditionellen Innenhöcker mehrere nicht genügend identifizierbare Höcker (s. Giebel Odontogr. Taf. XI, Fig. 2 und 10).

c) Musteliden $\frac{3.\ 1.\ 4_{(-3)}\ 1_{(-2)}}{3.\ 1.\ 4_{(-3)}\ 2_{(-1)}}$

[o. p_1. hi verschwunden, über einen sekundären Pseudohinterhöcker bei den Melinen s. u.].

o. m_1 nach innen quer, und auch längs (Melinen), verbreitert (s. u.). hi völlig verschwunden, Basalwulst mächtig entwickelt.

u. m_1 wie bei den Caniden und Viverriden typisch, nur vi reduziert bis unterdrückt, mit Neigung (Iltis) zu Reduktion des hi und Schneidenentwickelung des ha (Meles s. u.).

Antagonismus die typische Reisszahnentfaltung. Kein Schlusshöcker entwickelt, als solcher dient vielmehr der stark reduzierte, stiftförmig gewordene u. m_2.

Bei Meles taxus hat sich ein ganz eigentümliches Schlussverhältnis herausgebildet. Der o. m_1 hat, wie oben gesagt, einen talonartigen hinteren Anhang entwickelt und dieser zeigt auf der Aussenseite nicht allein 1 sondern sogar 2 Pseudohöcker. In das Tal zwischen ha und den ersten Pseudohöcker greift ein ebensolcher sekundärer äusserer Pseudohöcker des ebenfalls talonartigen nach hinten verlängerten u. m_1. In das Tal jedoch zwischen den 1. und 2. oberen Pseudoaussenhöcker greift ein ein — in diesem Zustand wenigstens — erst ebenfalls neuentstandener vorderer Pseudohöcker des sonst zu einem Stift reduzierten u. m_2, während ein zweiter ebensolcher Pseudohöcker des unteren m_2 als Abschlusshöcker des Ganzen dient. Wie Promeles palaeoattica (Zittel Fig. 546) lehrt, verhält es sich mit der Deutung dieser hinteren Höcker als Pseudohöcker in der Tat richtig, denn Promeles hat alle diese Höcker noch nicht oder wenigstens nicht in dieser speziellen Ausbildung. Auch ist daraus zu sehen, dass der schwache Hinterhöcker von p_4 (Zittel Fig. 547) in der Tat nur sekundär d. h. ein Pseudohöcker ist.

IV. Extreme Carnivoren: Hyaeniden und Feliden.

a) Hyaeniden $\frac{3.\ 1.\ 4_{(-3)}\ 1}{3.\ 1.\ 4_{(-3)}\ 1_{(-2)}}$

Die Hyaeniden nähern sich in der Backzahnentwickelung den Feliden.

[o. p_1. hi völlig verschwunden].

o. m_1 sehr reduziert, quergestellt.

u. m_1 stark verändert durch extreme Weiterbildung zur unteren Doppelklinge der Fleischschere. Der ganze Hinterteil des Zahnes (hh) stark reduziert zu einem unbedeutenden Anhängsel, dagegen Kn dem va fast gleichwertig, scharfe mächtige Messer; vi geschwunden.

Antagonismus die typische Fleischschere wie bei den typischen Carnivoren, nur gewinnt die übrigens bei allen Carnivoren vorhandene vordere äussere Pfeilerknospe des o. p_1 (s. Ailurus) bei Hyaeniden und Feliden grössere Wichtigkeit als bei den Ursiden und typischen Carnivoren. Der kleine quergestellte o. m_1 dient als hinteres Widerlager der zu zerschneidenden Fleischmasse. Nur bei Lycyaena noch ein schwacher stiftförmiger u. m_2.

b) Feliden 3. 1. 3 $_{(-2)}$ 1
3. 1 3 $_{(-2)}$ 1 $_{(-2)}$ (nur bei Proailuriden ein winziger u. m_3), ganz ähnliah den Hyaeniden. nur dass der geringe talonartige hintere Rest (hh) am u. m_1 fast völlig oder völlig geschwunden ist und daher die Fleischschere in ihrer höchsten furchtbaren Kraft erscheint.

Es seien noch nach Matthews Einteilung (s. Schlosser Zoologie-Lit.-Bericht für 1901 im Arch. f. Anthrop. No. F. I 1903/04, S 24/25) die Creodonten flüchtig in den Kreis der Betrachtung gezogen.

I. Creodonta primitiva, ohne Reisszähne, alle m trituberkulär (d. h. also hi geschwunden), Oxyclaeniden, z. T. mit lemurenähnlichen m, (soll wohl bedeuten mit Molaren von Normalstruktur).

II. Creodonta adaptiva. Schlosser hatte als Creodontia adaptiva (s. »Die Affen, Lemuren etc.« III S. 60 f. f.) nur die offenbar den Carnivoren sehr nahestehenden Gattungen Miacis und Didymictis verstanden. Didymictis $\frac{2}{2}$ (?) $\frac{1}{1}$ $\frac{4}{4}$ $\frac{2}{2}$ scheint nach Schlosser erloschen zu sein, ohne Hinterlassung von Nachkommen; D. könne höchstens als Stammform der Subursen in Betracht kommen. In der Tat spricht das, was von den u. m gesagt ist, sehr für die Verwandtschaft mit Subursen: »Der u. echte m besteht aus einem sehr hohen scharfen Hauptzacken, einem Vorder- und Innenzacken. Der Talon scheint einen Aussen- und einen Hinterhöcker [das hiesse Talon des Talons, des Schlusslobus] zu besitzen. Der Innenhöcker [vi oder hi?] dürfte ziemlich schwach

sein. Der u m_2 hat bei einigen Arten einen dritten Lobus am Talon angesetzt — eigentlich [?] ist es freilich nur der zurückgeschobene Hinterhöcker [dieser Hinterhöcker ist ein selbst bei Schlosser (s. I. Teil Milchgebiss, S. 198) sehr fragwürdiges Gebilde, es ist hier natürlich nur der Schlusslobus des schliessenden u. m_2 darunter zu verstehen] . . . Der o. p_1 hat einen sehr kräftigen, weit hinten stehenden Innenhöcker [ergänze: neu dazu erhalten: nach meiner Ansicht ist der hi konserviert]; bei Cynodictis [d. h. einen typischen Carnivoren] ist dieser letztere sehr viel schwächer und befindet sich unmittelbar am Vorderrande des Zahns« [ist also vi der typischen und extremen Carnivoren].

Reisszähne sind bei Matthews adaptiven Creodonten der o. p_1 und u. m_1, also ganz wie bei Carnivoren, wie sich denn auch die Carnivoren aus dieser Gruppe entwickelt haben sollen. Ist dies aber richtig, so können diese Creodonten eben keinen Anspruch auf hohe Ursprüglickeit machen, weil sie ein schon in bestimmter Hinsicht und zwar sehr spezialisiertes Gebiss haben, das sich naturgemäss aus einem noch primitiveren, als welches ich das der Subursen oder vielmehr Subursen-Ahnen ansehe, entwickelt hat.

Hierher rechnet Matthew 3 Gruppen: 1. Palaeonictiden, 2. Viverraviden und 3. Arctocyoniden.

1. Die Palaeonictiden (s. Zittel Fig. 499) zeigen jedoch auch bei m_2 starke Neigung zur Fleischscherenbildung, haben überdies schon den hinteren m (m_3) verloren, sind also in ganz eigentümlicher Creodontenweise differenzierte Formen — creodontenartig in dem Sinne, dass nicht allein o. p_1 und u. m_1, sondern auch weiter hintergelegene Backzahnpaare, oder wenigstens das erste zu einer Fleischschere ausgebildet sind.

2. Die Viverraviden, d. h. Didymictis Cope, nach Schlosser allerdings neben den Miaciden ganz echte eigentliche Carnivoren.

3. Die Arctocyoniden (s. Zittel Fig. 492 und 494). Den Zähnen nach sehr nahe den Procyoniden verwandt. Mit den Bären haben nach Matthew die Arctocyoniden die Form des Scaphoids, der Phalangen, der Eckzähne, die Reduktion der vorderen p und die Gestalt der m gemein, weshalb Matthew sie für die Ahnen der Bären halten möchte, während diese sonst immer von Caniden-ähnlichen Formen abgeleitet werden — »und auch mit allem Rechte« fügt Schlosser

hinzu. Auf Grund der hier vorliegenden Untersuchung kann ich jedoch Schlosser nicht beistimmen, sondern pflichte mehr Matthew bei, möchte allerdings die Arctocyoniden auf die noch primitiveren Subursen zurückführen; vergl. auch Schlosser, Referat über Grevé im Arch. f. Anthropol. XXIII, 1894/5, S. 145/6.

III. *Creodonta inadaptiva*, nicht o. p_1 und u. m_1, sondern nur hinten sich entsprechende m, o. m und u. m_2 etc. zu Reisszähnen entwickelt. Matthew rechnet hierzu 2 Gruppen.

1. Die Oxyaeniden; o. m_1 und u. m_2 als Reisszähne entwickelt, und 2. Die Hyaenodontiden; o. m_2 und u. m_3 als Reisszähne entwickelt. Jedoch sind bei den Hyaenodontiden auch noch o. m_1 und u. m_2 als Reisszähne entwickelt (s. Zittel Fig. 502/5). Zu den Hyaenodontiden rechnet Matthew auch die Schlosser'sche Gruppe der Proviverriden, einen Carnivoren-Zweig mit noch nicht ausgesprochener Reisszahnentwickelung aber Ansätzen dazu bei allen u. m: m_1, m_2, m_3 und entsprechenden o. p_1, m_1, m_2.

Ich verlasse diese mir nur wenig zugänglich gewesenen Formen, möchte aber der Ansicht Raum geben, dass die Creodonten nicht die Stammformen der Carnivoren (Cope und Matthew) oder gar der Condylarthren (Matthew, A. f. Anth. XXVI, 126) sind, sondern dass erstere sehr heterogene Elemente bergen und z. T. sehr spezialisierte abgeleitete Formen von Ahnen sind, die dem Kreis der Subursen — Prosimier — primitiven Perissodactylen (und Verwandten) nahe stehen, zum anderen Teil allerdings, wie von Schlosser nachgewiesen, direkte Verwandte der Carnivoren sind.

B. Paarhufer.

Unterkieferbewegung neben der vertikalen vorzugsweise horizontal, mahlend. $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$ (auf gelegentliche Zahnreduktion soll hier nicht eingegangen werden).

Bei allen Paarhufern (mit anscheinend einziger Ausnahme eines Teils des Anoplotheriden, worüber unten mehr) ist die Kn der u. m geschwunden und als Ersatz für die ebenfalls weggefallenen Vd fungiert das Quertal zwischen je 2 Backzähnen. Die Höcker treten stets opponiert auf. Die Depressionen zwischen den vv und hh werden durch horizontale Mahlbewegung zu Quertälern ausgeschliffen. Sekundäre

Zwischenhöcker und Leistenbildungen (Halbmonde) vermehren die Körnung, Rauhung der Zahnoberflächen der Mahlzähne und treten in mannigfaltigster Weise, z. T. von systematischer Wichtigkeit auf. Ein interessanter Zug, der den primitivsten der Subursen, Ailurus, mit den Artiodactylen, aber auch mit Perissodactylen verbindet, ist, dass die o. Backzähne immer etwas nach vorn gedreht sind. Die Folge ist, dass das vordere Ausseneck des folgenden Zahnes jeweilig etwas vor das hintere Ausseneck des vorhergehenden nach aussen vorspringt. Ich nenne dies: Staffelung, in der Richtung nach vorn geschritten. Diese Staffelung überträgt sich bei den Selunodonten sogar auf die Zahnhälften, die vorderen und hinteren Halbmondjoche. Bei den Suiden ist dieses Verhältnis verwischt. Entsprechend der Staffelung der oberen Zähne und Joche sind auch die unteren gestaffelt. Bei den o. zeigt sich die Staffelung an der Aussenwand, bei den u. an der Innenwand.

Was die Anoplotheriden betrifft, so liegt bei den u. m eines Teils der Gattung Anoplotherium eine merkwürdige Art Doppelhöcker statt der sonst einfachen vi vor. Die Autoren haben diesen zwiegespaltenen vorderen Innenhöcker anders gedeutet. Von älteren Deutungen (wie Rütimeyer, der den Zahn gar in Beziehung zum o. Pferdemolaren gebracht hat) sehe ich ab. Nach Schlosser (1886 S. 97/8) ist der untere Molar der Paarhufer aus einem Tuberkularsectorialtypus dadurch hervorgegangen, dass zu den im Dreieck stehenden drei vorderen Höckern (Pro-Para- und Metaconid = unseren va, Kn und vi) noch zwei Hinterhöcker (unsere ha und hi) hinzugetreten sind. Als Beispiel für das Vorhandensein eines solchen Zahns unter den Paarhufern wird gerade Anoplotherium angeführt. Ich habe eine Zeit lang unter dem Banne dieser Anschauung angenommen, es sei in der Tat bei Anoplotherium noch die Vorderknospe konserviert und ich habe auch dieser Ansicht gelegentlich Ausdruck verliehen (s. meinen Aufsatz »Zu E. Schäffs Jagdtierkunde« in der »Deutschen Jägerzeitung« 48. Bd. No. 35 vom 31. 1. 07, S. 534). Allerdings könnten die Verhältnisse von m_1 bei Nasua dazu verlocken, auch bei Anoplotherium die Persistenz der Kn anzusetzen. Aber ich bin inzwischen gänzlich davon zurückgekommen. Die Konservierung der Kn würde bei einem im übrigen so sehr fortgeschrittenen Paarhufer — offenbar ist A. ein typischer Pflanzenfresser, ja sogar schon Selenodont — wie ein Anachronismus und durch den Mahl-Antagonismus ausgeschlossen erscheinen.

Zum zweiten ist aus der Schilderung Schlossers (S. 43) mit Sicherheit zu entnehmen, dass der vi der eigentliche und ursprünglich einzige vordere Innenhöcker nur ganz sekundär ist. Ein Teil Anoplotherium hat ihn, ein anderer Teil nicht.

Zum dritten würde doch die Kn nur — wie bei den Subursen und Carnivoren — beim u. m_1 zu erwarten sein. Eben der Antagonismus schliesst sie bei m_2 und m_3 aus. Bei Anoplotherium dagegen tritt dieses Element auch bei m_2 und m_3 auf. Ich möchte es nun als einen der vielen Versuche bezeichnen die Oberfläche der Mahlzähne zu Körnern zu rauhen, wie auch die Mühlsteine gerauht werden.

Die Paarhufer haben sämtliche 3 m bewahrt, sind also hierin primitiver geblieben als die Subursen. Der letzte u. m (m_3) hat wie üblich einen unpaaren Schlusslobus. Die **u. m** sind durch Verlust des Kn und Vd typisch 4 höckerig. Dieser Verlust ist in der höheren Ausbildung der m zum Mahlgeschäft (Horizontalbewegung) begründet und schon bei allen Subursen und Carnivoren eingeleitet und z. T vorhanden.

A. Bunodonten, primitivere Paarhufer: Suiden und Hippopotamen.

o. m völlig normal, 4-höckerig.

Die Zähne von Sus, von dem m_1 ab, erscheinen in grösseren Zwischenräumen, m_1 im Alter von zirka $^1/_2$ Jahr, m_2 im Alter von 1 Jahr und mit 2 Jahren m_3. m_1 und m_2 ist also $^1/_2$ bezw. 1 Jahr lang Schlusszahn. Ich schreibe den beim u. m_1 und u. m_2 ausgebildeten, wenn auch schwachen unpaaren Mittelhinterhöcker diesem zeitweiligen Schlussverhältnis zu. (Gewöhnlich wird er als einer der vielen sekundären Zwischenhöcker des Schweinezahns angesehen).

B. Selenodonten.

a) Anthracotheriden. o. m normal aber typisch mit sekundärem 5. Höcker und zwar zwischen den vv.

b) Anoplotheriden o. m mit sekundärem Höcker zwischen vv.

c) Dichobuniden o. m mit sekundärem Höcker zwischen hh. (Vielleicht ist der angenommene hi sekundär und zwar ursprünglich ein Basalhöcker und ist der angenommene sekundäre Zwischenhöcker der alte hi.)

d) Cainotheriden. o. m mit sekundärem Zwischenhöcker zwischen hh.

e) Xiphodontiden. o. m 4-höckerig bei Dichodon; bei Xiphodon mit sekundärem Höcker in der Vorderhöckerreihe, wohl aus Basalpfeiler hervorgegangen.

f) Oreodontiden, Cameliden
g) Traguliden
h) Cervicornier
i) Cavicornier
} o. m typisch 4-höckerig.

Die exzessive Höckerbildung bei den Suiden erscheint Stehlin relativ neu und er redet daher von einem Neobunodontismus bei den Suiden. Mit vollem Recht! soweit die exzessive Zerspaltung von Höckern durch Furchen in Rücken und in Knoten in Frage kommt. Schwerlich mit Recht insoweit, als die Höcker überhaupt als alte in Frage kommen. Denn schwerlich war ein anderer als ein Höckerzahn (keinesfalls ein Sichelzahn) der Urzahn der Paarhufer. Freilich dürften auch die Sichelzähne schon relativ alt sein, sehen wir doch schon bei Nasua Anläufe zur Sichelbildung der Höcker (Aussenhöcker der u. m). Damit stimmt, dass Nasua verhältnismäfsig am meisten von allen Subursen zur horizontalen Kaubewegung vorgeschritten ist. Über Nasua s. weiter vorn

---

NB. Über den wegen des Schlusslobus des u. m_3 von Schlosser (»Beiträge« 1886 S. 39) nach Osborn zu den Artiodactylen gerechneten sehr primitiven carnivorenartigen Achaenodon unten mehr. Schlosser sagt, dass A. den dritten (Schluss)-Lobus des u. m_3, der sonst komplizierter sei als seine Vorgänger (d. h. m_2 und m_1), besässe, was bei den Fleischfressern niemals vorkäme. Allerdings nicht bei einem der bis jetzt bekannten Carnivoren am u. m_3, wohl aber in ganz derselben Weise am u. m_2, der bei den Subursen Schlusszahn ist. Ähnlich komplizierte u. m_3 (mit Schlusslobus) sind aber auch bei primitiven subursoiden Carnivoren durchaus noch zu erwarten. Der zu den Creodonten gerechnete Anacodon (Zittel Fig. 494) hat übrigens z. B. schon einen solchen u. m_3 mit Schlusslobus. Desgleichen Mioclaenus, der jetzt schon direkt zu den Artiodactylen gerechnet wird. Jedenfalls haben wir in solchen subursoiden creodonten Formen mit 3. u. m die Ahnen der Paarhufer und die Verbindungen sowohl mit den eigentlichen Carnivoren wie mit den Lemuren und Insectivoren, wie auch mit den Perissadactylen zu suchen.

3. Die vorderen Prämolaren und ihre „Verzahnung".

Die vorderen Prämolaren können nicht anders als reduzierte und spezifisch angepasste Molaren verstanden werden: Molaren, denen in der Aussenwand der hintere Aussenhöcker, in der Innenwand beide Innenhöcker schwanden, die also zuletzt nur aus dem einen aber stark ausgeprägten vorderen Aussenhöcker bestehen, denen sich vorn und hinten Nebenspitzen zugesellen können. Bei den u. p und d ist die hintere dieser Spitzen der Rest der alten ha, die vordere die Kn.

Als eine Nachwirkung infolge »Verwandtschaft durch Nachbarschaft und Funktion« erklärt sich denn auch das Vorkommen von Vorderknospen bei einer Reihe von Artiodactylen, sowohl Bunodonten als Selenodonten, nicht allein bei den u d_2, d_3, p_2, p_3 (und p_4), sondern rückwirkend auch bei den o. d_2, d_3, p_2, p_3 (und p_4). Die Schneiden dieser Zähne bekommen dadurch etwas sägeartiges, was beim Gebrauch derselben sehr zu statten kommen musste. Nachdem diese einmal organisch (als Umbildung des Vd und der alten Kn) im Unterkiefer eingeführt waren, konnte die entsprechende Ausbildung im Oberkiefer nicht zurückbleiben, oder vielmehr die Entwickelung ging unten und oben pari passu voran. Im Oberkiefer entspricht die Hinterspitze den alten ha, die vordere Spitze dagegen der vorderen Pfeilerknospe der Aussenwand. Diese Vorderknospen werden wir nachher noch bei einigen Anoplotheriden, den Traguliden, Cervicorniern und Cavicorniern eine gewisse, nicht uninteressante weitere Rolle spielen sehen.

Auch die Eck- und Schneidezähne gehen aus gleichem Reduktionsprozess hervor wie die vorderen p und d; auf sie kann jedoch in folgendem nicht eingegangen werden.

Fast stets schwindet bei den oberen p mit dem Innenhöcker auch die Innenwurzel, mit Ausnahme von p_3 von Ailurus, so dass die Pfeilspitze sich nur auf den beiden Aussenwurzeln aufbaut. Der vordere, allein erhaltene Aussenhöcker spannt sich also bogenförmig über die ursprünglichen Aussenwurzeln aus. Keine andere Erklärung hellt in gleich oder mehr befriedigender Weise diese sonderbare Erscheinung auf. Denn nimmt man an, dass die Prämolaren und (vorderen) Milchzähne urspünglich einfache Kegel waren, so macht — abgesehen von deren Komplizierung sogar bis zur völligen Molargleichheit oder

wenigstens zu Molarähnlickeit — der Aufbau des ursprünglich einfachen Kegels auf zwei nach unten divergenten Wurzeln kaum zu beseitigende Schwierigkeiten. da doch gerade die stärksten kegelförmigen Zähne, die Eckzähne der Carnivoren und Paarhufer einwurzelig sind. Der hier festgehaltene umgekehrte Vorgang, dass die p, die vorderen d und auch die c ursprünglich in der Aussenwand 2höckerig und 2wurzelig waren und erst durch Reduktion 1höckerig wurden aber 2wurzelig blieben, ist dagegen leicht verständlich; die besondere Grösse der c bei den Carnivoren und teilweise bei den Paarhufern ist offenbar spätere und spezifische Entwickelung. Bei den vorderen (p_1) findet allerdings meist Zusammenziehung der Wurzel in eine einzige statt, und so auch meist bei den c und i. Auf die Reduktion im Einzelnen einzugehen liegt hier keine Veranlassung vor; einzelne besonders wichtige Varianten werden gelegentlich unten mit besprochen.

Die vorderen Prämolaren »verzahnen« sich nun derart, dass. wie beim m der va und ha des u. m den entsprechenden des o. m stets vorging, so auch stets der untere Prämolar als Ganzes (im wesentlichen va) dem oberen vorangeht. Es kann aus diesem Antagonismus auf die Abstammung der Zähne bei funktioneller anderweitigen Ausgestaltung geschlossen werden, wie beim caninenartigen u. p_4 der Lemuren, der hinter dem o. c steht, also selbst kein Eckzahn sein kann. Freilich fliessen die Formen. aber immerhin bietet die Stellung des o. c als letzter Zahn des Oberkiefers einen sicheren Anhalt, so beim Igel. Bei den Carnivoren und Paarhufern kommen jedoch Schwierigkeiten in dieser Richtung kaum vor.

Der o. d_4 oder wohl richtiger p_4, da diesem Zahn kein Milchzahn vorhergeht. ist bei den Carnivoren wie bei den Paarhufern noch mehr reduziert als d_3 und p_3, denen er im übrigen ähnelt. Nur bewahren sowohl die Bunodonten wie die primitiven Selenodonten noch ein ursprüngliches Verhältnis, insofern hier noch p_4 2-wurzelig ist, bei den Carnivoren dagegen schon einwurzelig. Bei den vorgeschrittenen Selenodonten wird p_4 nicht mehr oder nur noch atavistisch angelegt und ist dann, z. B. beim Reh, fast rein schneidenartig mit einem basalen Kragen entwickelt, aber noch 2-wurzelig. Aus diesem basalen Kragen ist bei den Selenodonten bei d_3 und p_3 wohl auch der sekundäre Innenhöcker hervorgegangen.

4. Die Übergangsformen von den typischen Molaren zu den „verzahnten" Prämolaren, d. h. der obere und untere p_1.

Insoweit der o. p_1 mit seinem hinteren unteren Nebenantagonisten, dem u. m_1 durch den Antagonenten hi antagoniert, ist dies oben schon behandelt worden.

A. Carnivoren.

I. Procyoniden oder Subursen.

a) Ailurus.

Der **o. p_1** ist völlig molarartig normal, jedoch ist der vi, der bei den m grösser war als der hi, hier dem letzteren gleich. Der Basalwulst der m auf der Innenwand hat sich hier zu einem kleinen Basalhöcker zwischen vi und hi entwickelt, er verschwindet jedoch fast völlig wieder beim o. p_2. Der ha ist etwas schwächer geworden als bei m_1, dafür hat sich eine sekundäre Knospe vorn an der Aussenwand, etwa in gleicher Stärke wie ha entwickelt, so dass die Aussenwand 3 spitzig, schon mit prävalierender Mittelspitze, von aussen gesehen erscheint. Im ganzen genommen ist aber der o. p_1 völlig molarähnlich. Dies trifft sogar auf den **o. p_2** zu, nur dass hier der hi gegenüber dem vi an Stärke zugenommen hat. Es versteht sich, dass die Innenwurzel noch sehr stark ist. Erst p_3 also erst der vorderste p bei Ailurus ist völlig prämolarartig. hat aber als Reminiszenz sogar noch einen Rest der Innenwurzel.

Wir haben also bei Ailurus eine intakte Übergangsreihe vom o. m_1 durch p_1 zu den vorderen p, wie sie schöner nicht verlangt werden kann und in ähnlicher Reinheit nur bei den Perissodactylen vorliegt, diejenigen ausgeschlossen, wo erst eine spätere sekundäre Ausgleichung, immerhin aber auf Grund alter Verhältnisse, erfolgt ist.

Der Hauptantagonist des o. p_1 ist der u. p_1 (der hintere Nebenantagonist, der u. m_1, ist oben bereits behandelt).

Der **u.** p_1 ist ein völlig normaler Backzahn mit Hd und Vd nebst der die letztere nach vorn abschliessenden Kn. Doch sind die ii schon schwächer entwickelt und der ha bleibt an Höhe und Stärke gegen den va schon sehr zurück. Von aussen gesehen nähert sich dieser Zahn also schon der 3zackigen Form mit prävalierender Mittelspitze va.

Der Antagonismus ist nicht normal für die Aussenantagonenten, normal dagegen in Bezug auf die Innenantagonenten (Innenhöcker). Für die Aussenantagonenten hat sich nämlich eine anscheinend kleine, aber fundamentale Verschiebung der Höcker zugetragen. Bisher, bei dem m, usierte der u. ha mit dem Vorderabfall des o. ha und dem Hinterabfall des o. va und der u. va mit dem Vorderabfall des o. va und dem Hinterabfall des oberen vorderen Nebenantagonisten.

Dieses Verhältnis wird bei dem u. p_1 von Ailurus stark verschoben. Es macht sich, bei aller Klarheit über die Stellung der Höcker, die bei den vorderen p vollzogene »Verzahnung« schon hier bemerkbar. Der o. p_1 verzahnt sich nämlich mit dem va des u. m_1 und dem u. p_1; der u. p_1 mit dem o. p_1 und p_2 usw. Hierbei ist aber folgendes zu beachten. Die Zahnspitze des o. p_1 ist die Mitte des alten o. va und der Hinterabfall des o. p_1 danach zusammengesetzt aus hinterem halbem Dach des va und dem ganzen, aber reduzierten, nach hinten ebenfalls dachartig abfallenden ha; und der Vorderabfall des o. p_1 wird zusammengesetzt aus vorderem halben Dach des va und der nach vorn ebenfalls dachartig abfallenden vorderen Pfeilerknospe. Entsprechend ist es bei dem p_2 und auch noch bei p_3 zu erkennen.

Ferner ist aber auch die Zahnspitze des u. p_1 die Mitte des alten va und der Hinterabfall des u. p_1 danach zusammengesetzt aus hinterem halben Dach des va und dem ganzen, aber reduzierten nach hinten ebenfalls dachartig abfallenden ha; und der Vorderabfall des o. p_1 wird zusammengesetzt aus dem vorderen halben Dach des va und der nach vorn ebenfalls dachartig abfallenden Kn. Entsprechend ist es bei p_2 und auch bei p_3 zu erkennen.

Diese Verhältnisse werden auch durch die Betrachtung eines Nasua, ja selbst eines Fuchsgebisses klar. Es ist nicht zu verkennen dabei, dass die Aussenwand des o. p_1 hierbei eine Rückverschiebung um etwa eine Höckerbreite erfahren hat. Denn früher (beim m_1) griff der o. va zwischen u. va und ha ein, jetzt greift dagegen der o. va d. h. die nunmehrige Hauptspitze, hinter dem allerdings zusammengeschrumpften ha des u. p_1 und also zwischen den u. p_1 und m_1 ein. Obere va und ha haben also eine starke Rückwärtswanderung angetreten; vorn ist dadurch Raum zur Entfaltung der vorderen Pfeilerknospe geworden, vielleicht auch spielte gerade die Vergrösserung dieser eine aktive Rolle mit.

Was die Innenantagonenten aber anlangt, so antagoniert in normaler Weise der vi des o. p_1 und die Hd des u. p_1, und die Vd dieses letzten Zahns nimmt den noch bei Ailurus vorhandenen hi des nächst vorderen oberen Zahns, p_2, auf.

Auch der o. p_2 antagoniert noch völlig normal mit dem u. p_2, da dieselben nur verkleinerte Ausgaben der p_1 sind, in denen jedoch die prägnanten Züge des Normalbaues ihre Feinheit eingebüsst haben und sich zu verwischen angefangen haben. Ailurus ist also ausserordentlich konservativ.

Dieselben Gesetze des Übergangs der m zu den vorderen p durch p_1 lassen sich aber auch noch an anderen Carnivoren studieren und wir gehen sie weiter unten mit ihren Varianten durch. Aber die Gesetze des Übergangs sind auch sonst klar zu sehen, so, wie schon oben hervorgehoben, in wunderbarer Reinheit und im Wesen ident, wenn auch in wenig veränderter Fassung, beim Igel. Zunächst die Aussenantagonenten: sowohl beim o. als u. p_1 sind die ha völlig geschwunden, die va greifen völlig in normaler »Verzahnung« in einander ein. Der u. p_1 hat einen starken Rest der Kn vor sich nach innen und der o. einen solchen Rest der ha hinter sich. Sodann die Innenantagonenten. Noch greift der hi des o. p_1 in die Vd des u. m_1 ein, aber der stärker gewordene vi, dem der hi fast ganz angeschmolzen ist, findet schon keine Hd beim u. p_1 mehr vor, da diese sammt der Hinterpartie völlig reduziert ist, und greift daher hier direkt zwischen den u. m_1 und p_1. Aussenwand und Innenwand sind daher im wesentlichen auf die V.-partie (va und vi) beschränkt und greifen wie einfache Joche ineinander über, d. h. der untere Zahn dem oberen vor. Bei den weiter vorn folgenden p (d) sind auch die Innenwände reduziert und sie bestehen aus einfachen Kegeln, die sich normal »verzahnen«.

Die beiden Prozesse:

1. Beibehaltung des Wesens des Antagonismus der beiden Innenhöcker, meistens freilich wie wir sehen werden mit Reduktion des einen der beiden, sei es des vorderen oder hinteren;

und 2. Verschiebung nach hinten der Aussenhöcker, unter Aufhebung ihres ursprünglichen Antagonismus, und Herausbildung der »Verzahnung« der vorderen Prämolaren

konstituieren die Prämolaren als solche.

Diese ausführliche Beschreibung des Werdegangs der Prämolaren aus den vorderen Molaren enthebt mich dessen, den Prozess bei den einzelnen folgenden Formen eingehend zu schildern und verschafft mir die Freiheit auf etwaige Abweichungen und Besonderheiten hinzuweisen.

b) Procyon.

Bei weitem nicht in gleichem Mafse konservativ und instruktiv ist Procyon. Zwar ist der **o. p_1** noch völlig normal und besonders der Antagonismus der ii noch normal — vi mit Vd des u. m_1, vi mit der allerdings reduzierten Hd des u. p_1, wenn auch in der Aussenwand schon beträchtliche Veränderungen zu den vorderen p hin eingeleitet sind (indem ha zu einem kleinen Höckerchen herabgesunken ist, das fast von der sich aufwulstenden Basalwand übertroffen wird und auch hier vorn eine sekundäre Aussenknospe wie bei Ailurus hinzutritt, so dass auch hier der Zahn von aussen gesehen 3 spitzig mit prävalierender Mittelspitze wird) — aber der u. p_1 ist schon völlig zurückgebildet. Schon ist er ein typischer Kegelzahn, wie die vorderen p, bestehend aus dem va mit angeschmolzenem ha und vi. hi ist unterdrückt, ebenso Kn. p_2, p_3, p_4 sind einfache Kegel,

c) Nasua.

o. p_1. Innenhöcker wie Procyon.

Aussenhöckerwand ähnlich Ailurus, nur ist ha ganz reduziert, vorderer Pfeilhöcker stark ausgebildet

u. p_1 wie Procyon.

p_2, p_3, p_4 ähnlich Procyon einfache Pfeilspitzen

d) Arctitis.

p_1 schon stark reduziert.

o. p_1 nur noch durch die Bewahrung des vi (wie bei m_1) vor den p_2, p_3 und p_4 ausgezeichnet.

u. p_1. Alle Verhältnisse stärker verwischt, wie p_2 p_3 [p_4 fehlt] fast nur Kegelzahn.

e) Cercoleptes.

Struktur stark verwischt, lemurenähnlich, o. p_1 und u. p_1 stark reduziert, ähnlich dem m_1; die alte Struktur nur noch zu ahnen. Beim o. p_1 wie beim Arctitis vi bewahrt. u. p_1 hat noch schwachen Rest der Kn und Vd. p_4 fehlend. p_2 und p_3 dolchförmig. u. p_3 ist höher als p_2 und deutet vielleicht schon den (p_4) der Lemuren an.

Nach Schlosser, »die Affen, Lemuren pp.«, III, S. 21 f. f. ist zufolge der von ihm festgehaltenen Theorie schon der eine, und um so mehr sind die 2 Innenhöcker des p_1 der Subursen sekundär. Desgleichen neben dem ursprünglichen Kegel ein zweiter Aussenhöcker. Bei Ailurus z. B. sagt Schlosser; »Nicht bloss der p_1, sondern sogar der p_2 hat verschiedene Sekundärhöcker angesetzt. Solche haben sich auch allenthalben an den m entwickelt.«

Die Niedrigkeit der Zacken der m, d. h. die Ausgeglichenheit derselben erklärt sich natürlich nach Schlosser dadurch, dass die vv und die Kn »ebenso niedrig geworden sind, wie der Talon« (d. h. die hh). —

II. Ursiden.

o. p_1. Innenwand. o. p_1 zeigt bei den Ursiden im grossen Gegensatz zu den Subursen nur noch einen Innenhöcker. Dem Antagonismus zufolge kann es keinem Zweifel unterliegen, dass der erhaltene der hintere ist. Denn die Kn des u. m_1 greift normal über ihn vor.

Wir haben also hier eine ganz verschiedene Art der Ausgestaltung der Innenwand des o. p_1 vor uns. Dieser noch erhaltene hi hat übrigens die Tendenz zu verschwinden, er ist manchmal auf der r. Seite noch vorhanden, während er l. geschwunden ist, oder er ist auch beiderseits geschwunden.

Die Aussenwand. Der ha ist gegenüber dem relativ und absolut stärker und höher gewordenen va etwas reduziert, aber doch noch immer stark erhalten.

Keine ausgesprochene Entfaltung des Reisszahnmechanismus, wohl aber wird solche durch Vorziehung des va und der Kn des u. m_1 die dadurch hinter den ha und va des o. p_1 zu stehen kommen, angebahnt (s. vorn).

Der **u. p_1** ist sehr stark reduziert, in der sonstigen Weise der vorderen p.

Antagonismus. Aussenwand: typischer Übergang zur Verzahnung der vorderen p.

Innenwand typisch ursid. Gegenüber den Subursen, wo vi und hi erhalten sind und wo die Kn zwischen hi und vi des o. p_1 eingriff, ist die den hi umschliessende Kn jetzt hier wegen des Fehlens des vi des o. p_1 das nach vorn die Innenwand abschliessende letzte Element. Die Kn greift also über vi anscheinend in ein ganz fremdes Zahnregime (zwischen o. p_1 und p_2) über. Gegenüber den

typischen und extremen Carnivoren, bei denen, wie wir gleich sehen werden, nicht der hi, sondern der vi beim o. p_1 erhalten ist, ist bei den Ursiden der vi geschwunden. Diese Unterschiede in der Ausgestaltung des o. p_1 trennen die 3 Gruppen Carnivoren fundamental. Die ganz unvollkommene Entwickelung des Reisszahnmechanismus bei den Ursiden hängt mit der Erhaltung des hi und dem Schwund des vi engstens zusammen, da einerseits der hi dem vollen Zusammenpressen der Scherenelemente sich mitten hinein als Widerstand entgegengestellt und andererseits das vordere Widerlager vi fehlt. Wie aber unter gleichen Umständen doch sekundär eine, wenn auch nicht zu den höchsten Leistungen befähigte Fleischschere sich entwickeln konnte, werden wir beim Milchgebiss der typischen und extremen Carnivoren noch sehen.

Vordere **p** (**p_2**, **p_3**, **p_4**) äusserst reduziert und hinfällig, so dass daz Gebiss gewöhnlich nach vorn mit dem p_1 abschliesst und eine grosse Lücke bis c das ehemalige Vorhandensein weiterer p andeutet.

III. Typische Carnivoren: Caniden, Viverriden und Musteliden.

Die typischen und extremen Carnivoren unterscheiden sich von den Subursen und Ursiden durch die Enthaltung des Reisszahnmechanismus. wie soeben bei den Ursiden behandelt.

o. **p_1**. Die Aussenhöcker sind ganz ähnlich den Ursiden. va relativ und absolut sehr stark entwickelt, ha in die Länge gezogen, niedriger als va, aber sehr stark, vielleicht wiedererstarkt durch die Entwickelung zum Fleischscherenelement. Beide Höcker va und ha bilden zusammen die obere doppelklingige Fleischschere. Sie sind auf ihrer Innenseite flach abgeschliffen und nehmen hier das von unten wirkende andere doppelklingige Fleischscherenelement, die Kn und den va des u. m_1 entgegen, die ihrerseits auf der Aussenseite abgeplattet und glatt abgeschliffen sind.

Von der Innenwand ist nur der vi geblieben, aber stark reduziert und weit nach vorn an die vorderste innere Innenecke des sogar noch extrem nach vorn und innen vorgezogenen Zahns verschoben. Er bietet auf diese Weise der unteren Fleischschere grossen Raum, vollste Bewegungsfreiheit und dient selbst nur noch als vorderes Widerlager der zu zerschneidenden Fleischmasse, zusammen mit dem vi des o. m_1, als hinterem Widerlager. Der **u. p_1** ist stark reduziert und völlig kegelartig geworden und leitet zu den vorderen p hinüber.

Die vorderen oberen und unteren p (p_2, p_3, p_4) zeigen, soweit sie erhalten sind, die typische »Verzahnung«. p_4 ist vielfach stiftförmig und einwurzelig geworden und auch weggefallen. auch Bassaris der nebst Bassaricyon nach Einigen (Zittel, dagegen nicht von Schlosser) zu den Procyoniden gerechnet wird, hat beim o. p_1 2 Innenhöcker; desgleichen hat der von Giebel, Odont. S. 31 und Taf. XI, Fig. 2 in dieselbe Gruppe gerechnete Cynogale beim o. p_1 2 Innenhöcker. Ob auf Grund dessen etwa eine nähere Verwandtschaft zu den Subursen vorliegt, oder ob dies nur Besonderheiten sind, lässt sich nur auf Grund des Antagonismus näher feststellen, wozu mir aber Vergleichungsmaterial fehlt. Desgleichen unter den Musteliden Helictis (s. Giebel. S. 34 und Taf. 14, Fig. 1).

Unter den Musteliden ist auch Mephitis (Giebel S. 35, Taf. XIII, Fig. 7 und 10) ganz subursid, indem hier offenbar der hi und nicht der vi erhalten geblieben ist. Der Antagonismus würde hier Klarheit verschaffen, leider stehen mir die Schädel nicht zu Gebote.

IV. Extreme Carnivoren: Hyaeniden und Feliden.

Diese zeichnen sich vor den typischen Carnivoren aus durch fast völligen (Hyaeniden) oder völligen (Feliden) Schwund der Hinterpartie (hh des u. m_1) des »Talons« und noch grössere Vervollkommung der Fleischschere, durch Gleichstellung der beiden Elemente der Doppelklinge.

Alle hinter den Reisszähnen, die man füglich Fleischzähne nennen sollte (wie dies auch Giebel in seiner Odontographie tut) stehenden Molaren sind unten ganz oder fast geschwunden; oben ist der einzige m_1 nur insoweit erhalten, als er als notwendiges Widerlager für die zu zerschneidende Fleischmasse dient, ist aber reduziert und zweckmässig quergestellt. Auch vor dem vi des o. p_1 bahnt sich eine Schneide an, indem der Hinterteil vom u. p_1 den Vorderteil des o. p_1 in ähnlicher Weise als Widerlager benutzt und mit dem Hinterteil des o. p_1 schneidet.

Auch die vordersten p erleiden Schwund oder Reduktion. Die »Verzahnung« ist im übrigen typisch. Die extremen Carnivoren entwickeln am o. p_1 die vordere Pfeilerknospe stärker als die typischen, weshalb hier die Aussenwand, wenn auch ungleich, 3 zackig erscheint.

Behandeln wir nach den hier aufgestellten Gesichtspunkten noch kurz die Creodonten nach Matthews Einteilung (ausschl. *I. Creodonta primitiva*).

II. Creodonta adaptiva.

1. Die Palaeonictiden (s. Zittel Fig. 499). Reisszahnmechanismus ist noch nicht typisch carnivor durchgebildet. Beim o. p_1 ist der ha stark reduziert, ähnlich den Subursen, bei u. m_1 ist die Kn noch nicht entwickelt. Reduktion und Verzahnung der vorderen p wie bei den Carnivoren.

2. Die Viverraviden (Schlossers Miaciden), ganz carnivor.

3. Die Arctocyoniden (s. Zittel Fig. 494). Diese stehen völlig auf dem Standpunkt der Subursen. Bei o. p_1 vi und hi, letzterer in der, den m entsprechenden. schwächeren Ausbildung erhalten. Antagonismus normal, keine Reisszahnentwickelung. Die Arctocyoniden haben also darnach weder mit den Ursiden, wie Matthew will, noch mit den Caniden, wie Schlosser will, direkt etwas zu schaffen.

III. Creodonta inadaptiva.

1. Die Oxyaeniden sind, soweit aus Zittel (s. Fig. 501) zu vernehmen ist, typische Carnivoren.

2. Die Hyaenodontiden einschl. der Schlosserschen Proviverriden schliessen sich ebenfalls den Carnivoren an, nur dass die Reisszähne noch nicht die volle typische Form erlangt haben und auch bei den hinteren m sich in ähnlicher Weise Fortschritte und Ansätze zu den Reisszähnen zeigen.

B. Paarhufer.

Elotherium (Zittel Fig. 271 und 273) gibt den Schlüssel.

Aussenwand. Beim o. und u. p_1 Reduktion der ha wie bei den Carnivoren, beim Igel usw.

Innenwand des o. p_1. Beim o. p_1 ist nur ein Innenhöcker erhalten. Da das Kriterium der Kn des u. m_1 wegfällt, so lässt sich nicht entscheiden, ob er der vi oder hi ist; seiner Stellung und Funktion nach entspricht er, wie bei den Ursiden, dem hi.

Vordere p, Verzahnung wie bei den Carnivoren.

Bunodonte (Suiden).

Aussenwand. Bei den Suiden [Sus] scheint sich beim o. p_1 der ha in voller Stärke erhalten zu haben und mit dem gleich starken va zu einer hohen spateligen Schneide verschmolzen zu sein; deren ursprüngliche Trennung deutet noch eine kleine Kerbe auf der Spitze und eine Längsfurche auf der Aussenseite an. Nur Dicotyles hat sogar beide Höcker völlig getrennt und in die Kimme dazwischen greift normal wie bei einem m der ha des u. p_1 ein. Jedoch scheint dieses nur eine später wieder tiefergehende Spaltung der (wie bei Sus) schon fast verschmolzen gewesenen Aussenhöcker (ha und va) des o. p_1 zu sein [1]).

Ebenso bei p_2. Dem entspricht, dass mit der Spitzenkerbe bei den Suiden die Spitze des kompress gewordenen Talons (= die in einer Längslinie verschmolzenen hh) des u. p_1 antagoniert.

Die Suiden haben also in dieser Hinsicht eine viel primitivere Ausgestaltung der p_1 bewahrt als die Carnivoren. Erst beim o. p_2 und seinem u. Hauptantagonisten, dem u. p_2, verwischt sich das geschilderte Verhältnis und tritt die reine Verzahnung hervor.

Innenwand der o. p_1. Noch ein mittenständiger Innenhöcker bewahrt, dessen Herkunft nicht angesprochen werden kann, da jedes Kriterium dafür fehlt. Nach Analogie von Nasua ist es vi, während hi verkümmert ist. Selbst noch p_2 hat einen rückständigen Innenhöcker, dessen Herkunft ebenfalls fraglich ist. Nach Analogie von Nasua ist es hi, während vi verkümmert ist. Die Ähnlichkeit des Milchgebisses und sonst lässt die Heranziehung zu Nasua nicht unbegründet erscheinen.

Innenwand des u. p_1 komprimiert und der Aussenwand angeschmolzen. Gelegentlich gelangen die alten Elemente wieder zu einer gewissen Selbständigkeit und Bedeutung, wie bei Dicotyles.

[1]) Keineswegs bewahrt Dicotyles noch ursprüngliche volle Doppelhöckerigkeit der Aussenwand der o. p_1. Das Wiederaufleben der alten Struktur ist genau nur soweit gegangen als es auch bei allen Suiden möglich wäre, d. h. beim o. p_1 und beim u. p_1. Bei den vorderen p ist es von den carnivorenartigen Ahnen her fast ausgeschlossen. Hier können Molarisierungen nur als Neubildungen einsetzen, für die freilich noch Cadres vorhanden sind.

Selenodonten.

Aussenwand. Wie bei den Suiden ist der o. p_1 eine einzige Spitze, bei der aber auch nicht einmal andeutungsweise Spuren der Herkunft, ob aus dem va allein oder den verschmolzenen ha, zu sehen ist. Vielleicht vermitteln die Chocromoriden, wo dies ebenso ist. zu den Suiden, da diese den Suiden doch offenbar näher stehen als den Selenodonten. Der o. p_1 ist der relativ und z. T. auch absolut kürzeste Zahn des gesamten Backzahngebisses. Er verdankt seine Kürze offenbar seiner mittleren Lage im Kiefer. Von seiner Stelle aus streckt sich und wächst der Kiefer sowohl nach hinten wie nach vorn. Sowohl die später erscheinenden vorderen d und die Ersatzzähne als auch die Molaren haben genug Platz sich zu entwickeln, nur der Ersatzzahn des o. d_1, der o. p_1, steckt durch seine Nachbarschaft eingeklemmt auf dem ihm durch o. d_1 angewiesenen Fleck und kann nicht grösser werden als sein Milchvorgänger. Da der untere Hauptantagonist, der u. d_1, an sich schon übermäfsig entwickelt ist, so kommt dieses Moment bei u. d_1 nicht zur Geltung. Der u. p_1 ist zwar aus demselben Grund keineswegs grösser als sein Milchvorgänger, aber er ist, weil es dieser schon der Länge nach war, ein absolut recht bedeutender Zahn. Beim u. p_1 ist die Einspitzigkeit durch Zurücktreten (Niedrigerwerden) des ha (Talon) beim Schwein wie bei sämtlichen Carnivoren erreicht, doch dieses Element nebst dem hi nicht so reduziert, dass es nicht noch, wie auch bei Carnivoren, eine gewisse Sonderstellung und eine gewisse Bedeutung bewahrt hätte, aus der heraus es auch gelegentlich wieder fast zur vollen Stärke anwachsen kann, allerdings in anderer Bedeutung, als bei den Ahnen (Mahljochbildung bei Alces).

Innenwand des **o. p_1**: ein mittständiger. später zum Halbmond umgestalteter Höcker wie bei den Suiden. Herkunft nicht mehr festzustellen. Auch bei o. p_2, wie bei den Suiden, ein eben solcher Höcker.

u. p_1 vi und hi rückgebildet, geben aber später die Cadres zu selbständigen lamellenartigen Neubildungen ab.

5. Das Milchgebiss.

Nach dieser langen, aber für die Erkenntnis des Wesens des Milchgebisses der Paarhufer unumgänglich nötigen Vorbereitung, komme ich zu der eigentlichen Aufgabe, zum Milchgebiss der Paarhufer und auch diesem Abschnitt muss ein kürzerer vorbereitender über das Milchgebiss der Carnivoren vorausgehen.

A. Carnivoren.

I. Procyoniden oder Subursen.

a) Ailurus.

Ein Milchgebiss dieses für vorliegende Untersuchung so sehr interessanten Subursen war mir nicht erreichbar, auch in der mir zugänglichen Literatur finde ich nichts, selbst nicht bei Blainville. Nach dem definitiven Gebiss zu schliessen, dürften die d_1, d_2 und d_3, wie gewöhnlich, getreue Kopien der m_1, p_1 und p_2 sein; es lässt Ailurus ein äusserst altertümliches und lehrreiches Milchgebiss erwarten.

b) Procyon.

Der o. und u. hinterste Milchbackzahn d_1, ist, wie stets, eine genaue, wenn auch etwas verkleinerte Ausgabe des m_1. Diese Tatsache erhärtet die Annahme der ursprünglichen Gleichheit der sämtlichen Backzähne, die sich als solche, abgesehen von den für die einzelnen Gruppen spezifischen Ausgestaltungen, in seltenen Fällen, wie bei den Subursen — hier sogar normal — nur in der mittleren Partie erhalten haben. Das erklärt sich daraus, dass das Milchgebiss sich pari passu — im gleichen Schritt — mit dem definitiven Gebiss in jeder Gruppe entwickelt hat. Der o. und u. d_2 verhalten sich in Gestalt und Antagonismus ganz wie der o. und u. p_1, ja der o. d_2 ist noch ursprünglicher als der o. p_2, insofern er die Aussenwand noch auf einer viel primitiveren Stufe zeigt und auch deutlich noch einen starken Innenhöcker, dem Antagonismus nach hi, aufweist, und zwar mit einer selbständigen Innenwurzel. Der o. und u. d_3 ist wie der o. und u. p_2 zu einem Kegel reduziert; Verzahnung typisch.

c) Nasua.

Verhältnismäfsig sehr ähnlich Procyon. Das Milchgebiss ist eine getreue Kopie des definitiven, nur eine Stufe (Zahn) rückwärts.

d) Arctitis.

Desgleichen.

e) Cercoleptes.

Milchgebiss mir nicht bekannt geworden.

II. Ursiden.

Milchgebiss im vorderen Teil sehr reduziert, entsprechend dem reduzierten definitiven vorderen Gebiss (p_2—p_4).

o. d_1. Nicht nur Aussenwand normal 2höckerig, sondern auch noch die Innenwand. vi stark in die Länge gezogen, stumpfkantig; hi, von vi durch eine deutliche kleine Kerbe geschieden, ist ein kleiner, ebenhoher, spitzdreikantiger Höcker.

u. d_1 völlig normal wie bei den Subursen und auch eine kleine Kopie des u. m_1 jedoch noch ohne die Neigung zu Nebenhöckern. va überragend, vi etwas zurückgestellt. Kn ziemlich stark einwärts gerückt.

Antagonismus normal. Der längliche relativ starke vi des o. d_1 müsste eigentlich verkümmert sein, weil er ja im Milchgefäss keinen Antagonenten Vd mehr hat, indem die Vd der erst später erscheinenden definitiven m_1 so gewaltig ist, dass von einem Zusammenpassen überhaupt keine Rede mehr sein kann. Der u. m_1 ist nur auf den definitiven o. p_1 zugeschnitten, während bei den Subursen wie Nasua und Procyon der Milchzahn, u. d_1, fast die Grösse hat wie u. m_1 neben und mit dem er noch längere Zeit fungiert, dergestalt, dass der hi des o. d_1 noch wirklich mit der Vd des u. m_1 antagoniert. Wenn trotzdem beim o. p_1 noch der hi vorhanden ist, so ist dieser Rest unter die Beweismittel der »rudimentären Organe« zu rechnen, und beweist hier, dass die Ursiden von kleinen, subursenartigen Formen ausgingen und sich relativ rasch zu ungeheurer Grösse entwickelt haben Zum selben Schluss kommen wir durch die so wohl entwickelte Vorderknospe des u. d_1 bez. Vd, der oben bei o. d_2 kein hi mehr gegenüber steht, da der o. d_2 überhaupt keinen Innenhöcker mehr entwickelt; auch die Kn des u. d_1 ist also rudimentär.

Überhaupt ist das Wachstum des jungen Bärenschädels so rapid. dass die dem jungen Schädel entsprossenen Zähne, auf den nur wenig älteren Schädel kaum mehr zugeschnitten sind: auf einer noch ein wenig älteren Stufe erscheinen sie wie ein Anachronismus, d. h. sie passen nicht mehr zusammen. Dieser Zustand dauert so lange, bis die ersten definitiven, gross angelegten Backzähne — neben dem einen, wirklich wertvollen Ersatzzahn, o. p_1, gleich der u. m_1 — erscheinen und ein provisorisches Definitivum oder auch ein im definitiven erhaltenes Provisorium konstituieren, das andauert bis der Schädel ausgewachsen und alle Backzähne erschienen sind. Bei keinem subursenartigen Paarhufer ist

vergleichsweise ein so mangelhaftes Milchgebiss vorhanden. Ich möchte dies, wie gesagt, einer sekundären ausserordentlichen Vergrösserung des Bärenschädels und damit des ganzen Tieres zuschreiben und daher annehmen, dass die Bären vor nicht gar langer Zeit noch kleiner Körpergrösse waren und die Wachstumszunahme erst eine relativ moderne Errungenschaft ist.

III. Typische Carnivoren: Caniden, Viverriden und Musteliden.

Der **o.** d_1 ist ein typischer vorderer Molar, jedoch ist der hi geschwunden, wie der Antagonismus mit dem u. d_1 mit Sicherheit ergibt. Wie bei den Ursiden, so erklärt sich auch hier das Schwinden des hi des o. p_1. Dem hi entspricht keine Vd, weil im definitiven Gebisse der u. m_1 ohne solche, oder vielmehr mit starkveränderter und reisszahnartiger, also funktionell umgewandelter und etwas anders gestellter Kn auftritt. Der Hauptantagonist des o. d_1 ist der **u.** d_1 und auch dieser Zahn ist völlig reisszahnartig ausgestaltet. Es hat sich dieser beim definitiven Gebiss sicher erst später erworbene Zustand auch auf das sich schon im Embryonalzustand herausbildende Milchgebiss übertragen. Die Entwickelung ist pari passu vorangegangen. Denn auch für die Jungen war es offenbar von Anfang an schon nützlich sich im Fleischzerschneiden zu üben, wenn ihnen auch von den Alten, abgesehen von der Muttermilch, im allgemeinen leichter zerarbeitbare Nahrung zugetragen wird.

Noch sei bemerkt, dass der u. d_1 auffallender Weise einen kleinen unpaaren Schlusshöcker hat. Allerdings schliesst dieser Zahn zeitweilen das Gebiss nach hinten ab; da aber der hi am o. d_1 fehlt, so würde es genügen, wenn unten schon der hi das Gebiss abschlösse. Es ist daher der eigentlich überflüssige weitere unpaare Schlusshöcker als Atavismus oder als Rudiment zu deuten aus der Zeit, wo der hi am o. d_1 noch vorhanden war, wie bei den Subursen. Mit dem u. d_1, dem unteren Milchreisszahn, antagoniert, abgesehen von dem oben beschriebenen oberen Hauptantagonisten o. d_1 der o. d_2 als Vorder- oder Nebenantagonist und auch dieser Zahn ist, dem o. p_1 des definitiven Gebisses entsprechend, als oberer Milchreisszahn umgestaltet und zwar sind wie beim o. p_1, va und ha, ersterer als starke Spitze, letzterer als niedriger Zacken entwickelt, nach innen stark abgeschliffen zur Fleischerendoppelklinge, die der aussen glatt abgeschliffenen, aus Kn und va bestehenden ebensolchen Klinge des u. d_1 entgegenschneidet.

Aber eine sehr wichtige Variante ist beim o. d_2, dem Milchreisszahn, gegenüber dem o. p_1, dem Reisszahn im definitiven Gebiss zu beobachten. Entgegen dem definitiven Gebiss der typischen und extremen Carnivoren, aber genau wie bei den Ursiden, ist nämlich beim o. d_2 aller Raubtiere (über die noch primitiveren Subursen s. o.) nicht der vi, sondern der hi bewahrt worden, dagegen der vi geschwunden, höchstens, dass er (z. B. Fuchs) noch durch einen geringen Rest (Spitze) angedeutet wird. Der Antagonismus beweist dies klar, denn die Kn des u. d_1 liegt jenseits (weiter nach vorn) des Innenhöckers des o. d_2, umschliesst ihn also vorn, während sie bei dem definitiven oberen Reisszahn p_1 diesseits, hinter den noch erhaltenen einzigen Innenhöcker eingreift. Während die Kn des u. m_1 also völlig innerhalb des Regimes des o. p_1 liegt, greift die Kn beim Milchreisszahn, dem u. d_1, da ein Innenhöcker des o. d_2, der vi, geschwunden ist, scheinbar oder wirklich — es kommt auf dasselbe hinaus — über ihr ursprüngliches Regime, das bei vorhandenem vi in der Mitte zwischen hi und vi läge, hinaus bis in die fremde Binnenbucht zwischen o. d_2 und d_3 hinein.

Allerdings ist dadurch der Milchreisszahnmechanismus, die Milchfleischschere, nicht so vollkommen wie die definitive, indem hier der hi des o. d_2 das völlige Zudrücken der Schere bis zum Grunde des Zahns hindert, während bei o. p_1 dieses Hindernis nicht entgegensteht. Man muss sich eben die Sache so erklären, dass beim Milchgebiss die alten Verhältnisse der Subursen mit der ursprünglich 2 höckerigen Innenwand der oberen Backzähne übermächtig nachwirkten und kann in diesem Sinne [1]) allerdings von einem altertümlichen, primitiveren Zustand beim Milchgebiss gegenüber dem definitiven reden. Das ist auch schon um deswillen einleuchtend, weil die Subursen der Urform der Carnivoren unbedingt näher sind als die typischen und extremen Carnivoren: denn das ist doch unbedingt festzuhalten, dass die Reisszahnentwickelung ein Späteres, ein Spezialisiertes und zwar ein Hochspezialisiertes ist. Wenn nun aber vor den bei den Subursen, wenigstens bei o. p_1 und p_2 von Ailurus noch vorhandenen beiden Innenhöckern einer schwinden sollte — und das Schwinden von hierbei nebensäch-

[1]) Und auch hinsichtlich mehrerer anderer Einzelheiten: so bewahren (s. auch Schlosser 1886, S. 110) als altertümliche Elemente die Musteliden noch den vi beim u. d_1, der beim entsprechenden u. m_1 geschwunden ist — aber nicht alle, denn nach Giebel Odontographie ist er, wie unter den Viverriden bei Rhyzaena Tafel XI, Fig. 11, so unter den Musteliden bei Galictis Tafel XII, Fig. 6 ebenfalls geschwunden.

lichen Elementen liegt ja auf dem Wege zur Herausbildung der vorderen Milchzähne ebenso wie der Prämolaren — so war es natürlich, dass wie bei den Subursen (immer mit Ausnahme des noch sehr altertümlichen Ailurus) der vordere Innenhöcker der oberen Zähne, der vi, mindestens bei d_4 und d_3, p_4 und p_3, aber auch noch bei d_2 schwand. Bei o. p_1 dagegen waren ursprünglich noch beide Innenhöcker bewahrt und sind es noch bei den Subursen ausschliesslich der aberranten Arctitis und Cercoleptes. Von hier aus teilte sich die Entwicklung. Es behielten beim o. p_1 beide Innenhöcker die Subursen; es liessen den vorderen Innenhöcker, vi, schwinden — ganz gemäfs der starken Reduktion der vorderen Prämolaren überhaupt — die Ursiden, und es bewahrten den vorderen Innenhöcker, ihn zugleich zu einem besonderen Organ (Widerlager) ausbildend und weit nach vorn schiebend, die typischen und extremen Carnivoren, zugleich unter Rückbildung und zuletzt Verlust des hi, zumal die Rückbildung und der Verlust des hi bei den dem o. p_1 nach hinten zu folgenden Molaren ohnedies diesem Prozess schon vorarbeitete und ihn begünstigte. Erst später hat dann rückwirkend die Ausgestaltung des o. p_1 zur Fleischscherenklinge auch den dem Reisszahn entsprechenden o. d_2 im Milchgebiss bei den typischen und extremen Carnivoren ergriffen, an dem aber jetzt bereits der vi auf Nimmerwiedersehen geschwunden war. Es galt also beim o. d_2 die noch vorhandenen Elemente zur Fleischscherenklinge umzugestalten. Diese Umgestaltung ist den Verhältnissen entsprechend unvollkommen genug gelungen, denn noch heute hindert der sich zwischen die beiden Messerelemente (va und ha) des o. p_2 mittendurch entgegen stellende hi die volle Entfaltung der Kraft und Wucht beim Zusammendrücken der Schere. Trotzdem ist auch hier im wesentlichen die Fleischschere in etwa durch Tieferrücken des hi auf ein tunlichstes Maximum von Vollkommenheit gebracht, wie man beim o. d_2 der Caniden (Fuchs) und noch mehr der Feliden sehen kann. Ausserdem ist die Vorderknospe beim Milchreisszahn (u. d_1) nicht ganz so stark entwickelt wie beim u. m_1, dafür aber der va etwas stärker und es dient zugleich auch der hi des v. d_2 als vorderes Widerlager beim Zerschneiden der Fleischmassen.

IV. Extreme Carnivoren: Hyaeniden und Feliden.

Bei den Feliden ist der widerstehende hi des o. p_2 fast geschwunden, diese extreme Formen sind also auch im Milchgebiss bis zur extremsten Ausbildung vorgeschritten. Einen altertümlichen Zug bewahrt auch das Milchgebiss der Feliden, indem, s. Schlosser 1886, S. 110, beim

u. d_1, der »Talon«, d. h. die Hinterpartie, die Hinterhöcker (hh) noch bewahrt wird, während er am entsprechenden u. m_1 geschwunden ist. Milchgebiss von Hyäne ist mir nicht zugänglich. Das Milchgebiss der Feliden ist die extremste Stufe der im Vorstehenden schon angedeuteten Veränderungen. Der o. d_2 ist schon viel gewaltiger als der schon ganz geschrumpfte aber noch typische o. d_1, der sich aber schon als Analogon zu dem reduzierten quergestellten o. m_1 zeigt.

Gegenüber dem o. d_1 zeigt der o. d_2 vor allem die starke Entwickelung einer beim o. d_1 noch fehlenden vorderen Knospe. Diese letztere tritt selbst 2 geteilt auf. Der hi steht gegenüber dem des vi o. p_1 vollkommen mittenständig. —

Noch einige Worte über das Milchgebiss der Creodonten. soweit es mir zugänglich war, was nur in sehr bescheidenem Umfang der Fall war. Nach Zittel stimmt der Zahnwechsel der Creodonten, soweit er bekannt ist. mit dem der Carnivoren überein und es gleicht von den Milchbackzähnen der hinterste (d_1) einem echten m_1 und der vorletzte (d_2) dem letzten p (p_1) des definitiven Gebisses [wobei wahrscheinlich jedoch eine Einschränkung hinsichtlich des Innenhöckers in obigem Sinne zu machen sein wird].

B. Die Paarhufer.

Das Paarhufermilchgebiss geht ohne Zwang auf das der Subursen zurück

Wenn bei Giebel Odontographie Taf XXX, Fig. 7 Acotherulum nach Gervais ein Milchgebiss ist (und es kann nichts anders sein, auch wenn es Giebel nicht so nennt, s. auch Stehlin 1900 01, S. 214) so stimmt dieser altertümliche eocäne Paarhufer hinsichtlich des Milchgebisses ohne weiteres im wesentlichen mit den Subursen überein. Die Kn des u. d_1 ist bei dem fraglichen Acotherulum genau in die Achse des Zahns gestellt, hierin auch ähnlich den Ursiden, während sie ja bei den typischen und extremen Carnivoren als Anpassung an die Fleischschere auf die Aussenseite rückt. Wesentlich aber und von ganz besonderer Wichtigkeit ist, dass diese Kn auch bei Acotherulum noch einhöckerig[1]) ist, denn bei sämtlichen anderen Paarhufern ist diese Kn 2 höckerig, oder besser quer 2 teilig, wenn auch bei den primitiven

[1]) Ganz so auch bei Dichobune Campichi Pict. (?) bei Schlosser 1886, Taf. V, Fig. 34 (und vermutlich bei noch mehreren primitiven Paarhufern).

und selbst bei den vorgeschritteneren Formen noch sehr undeutlich 2 teilig. Das vordere Höckerpaar des u. d_1 der Paarhufer ist also die alte, hier zweigespaltene Vorderknospe (Kn) des u. d_1 der Carnivoren und speziell der am nächsten stehenden Ursiden und Subursen. Die Richtigkeit dieser Anschauung ergibt sich aus der sonst völlig identen Entwickelung der Milchzähne der Paarhufer und Carnivoren. Wie aber kommt es, dass diese Kn bei den Paarhufern eigentlich überall nicht mehr ganz einfach, sondern 2 geteilt auftritt? Ich schreibe diese der »Molarisierung« des ganzen definitiven und Milchgebisses der Paarhufer zu. Die »Molarisierung« ist bedingt durch die bei Paarhufern auftretende horizontale mahlende Bewegung, die allerdings bei den Paarhufern sehr ungleich ausgebildet ist. Leise setzt sie ein bei den Bunodonten, typisch bis extrem wird sie bei den vorgeschrittenen Selenodonten. Diese horizontale mahlende Unterkieferbewegung, d. h. die von omnivorer später an rein pflanzliche Nahrung angepasste Unterkieferbewegung hat die Gruppe der Paarhufer erst aus subursenähnlichen Ahnen geschaffen.

Diese selbe mahlende Unterkieferbewegung hat aber auch sonst im Gebiss beträchtliche Umformungen hervorgerufen und alle wesentlichen Veränderungen gegen die Subursen lassen sich darauf zurückführen. Insbesondere hat aber diese horizontale, ungefähr senkrecht auf die Kiefernachse erfolgende Unterkieferbewegung mit Hülfe der Kn des u. d_1 als bewegten Agens beim o. d_2 2 Hinterhöcker, und zwar wohl im wesentlichen die beiden Hinterhöcker (hh, d. h den ha und den mehrfach besprochenen hi) durch eine Furche von dem vorderen schon bei den Subursen schneidenartigen Teil (d. h. im wesentlichen dem va) abgeschert, abgetrennt

Die Kn hat sich also in den o d_2 eingesägt, eingekerbt, diesen Zahn durchgesägt, durchgekerbt und dabei selbst »molarisiert«, d. h. ist unklar oder klar 2 teilig geworden. Es sind daher grundsätzlich primitive Paarhufer mit noch einteiliger Vorderknospe des u. d_1 zu erwarten. Eine solche noch ursprüngliche Einhöckerigkeit finde ich bei den oben genannten Acotherulum und Dichobune Diese Teilung oder Vermehrung der Höcker ergibt sich, wie ja auch sonst vielfach, nicht allein bei den Paarhufern, sondern auch Unpaarhufern, und überhaupt bei allen mahlenden Zähnen von selbst: sie ist eine Folge des Bestrebens die Mahlplatten und besonders die ruhende feste, d. h. beim

Gebiss die oberen Backzähne zu rauhen, zu körnen. Dieses ist die Entwickelungsgeschichte des 6lobigen u. d_1 und des 3eckigen oberen d_2. Im allgemeinen folgt der o. d_2 in seinem hinteren Höcker- oder Mondenteil dem Schicksal der Molaren insbesondere der entsprechenden Hinterhälfte der oberen Molaren. Sind diese 2höckerig (mondig), so bleibt die Hinterpartie von d_2 ebenfalls so, sind diese 3höckerig oder 3mondig, so kann auch der d_2 hinten 3höckerig sein, wie bei Cainotherium: kann, muss aber nicht, wie denn der hintere Teil von o. d_2 bei Dichobune 2höckerig ist, während der der Molaren doch 3höckerig ist. Ja es könnte selbst die Hinterpartie 3höckerig sein, wenn nicht der hintere Teil des d_1 und der Molaren, sondern nur der vordere benachbarte es ist; es würde in diesem Falle von Verwandtschaft durch Nachbarschaft und Funktion zu sprechen sein, obgleich mir kein solcher Fall bekannt ist. Die funktionelle Wichtigkeit des o. d_2 ist darin begründet, dass z. B. beim Schwein dieser Zahn noch vor dem o. d_1, d. h. zuallererst aus dem Zahnfleisch tritt. Desgleichen ist für das Verständnis der »Molarisierung« der Vorderknospe des u. d_1, der Spaltung in einen sekundären äusseren und inneren Höcker und deren Angleichung an die ursprünglichen 4 Höcker (oder Monde) wichtig zu wissen, dass gerade das Vorderknospen-Höckerpaar des u. d_1 der Paarhufer individuell schon ausserordentlich frühe in Funktion tritt, denn es sind nach Stehlin, »Über die Geschichte des Suiden-Gebisses« Zürich 1899/1900, S. 223, bei Sus immer der o. d_2 und die ihm entgegenwirkenden Teile der unteren Zahnreihe, nämlich d_2 und die Vorderhälfte von d_1, diejenigen Zähne und Zahnteile, die zuerst das Zahnfleisch durchbrechen. Beim Reh ist es ebenso (und ähnlich übrigens auch beim Fuchs, wenn nicht gar gleich, was mir aber an Mangel an Vergleichsmaterial sicher zu behaupten unmöglich ist). Diese Zähne müssen also als wesentlich angesehen werden; andererseits muss aber auch der Fortschritt zur Molarisierung, da er gerade an diesen wesentlichsten Zähnen auftritt, als ein ungemein tiefer und wesentlicher, d. h. die Paarhufergruppe erst konstituierender, sie von den generalisierten Carnivoren abtrennender aufgefasst werden.

Diese 4 Zähne, o. und u. d_1 und d_2, repräsentieren also in der Tat ein volles, aber verkleinertes Gebiss. Nach und nach treten hinzu: vorn zu den schneidenden Elementen der d_3 unten und oben und zuletzt p_4; und hinten zu den mahlenden Elementen p_1. Stets ist das Gleichgewicht zwischen schneidenden und mahlenden Elementen gewahrt Auch

dann wenn die z. T. mahlenden Milchbackzähne durch die schneidenden Prämolaren ersetzt werden, da dann inzwischen der m_2 durchgebrochen ist und der Durchbruch des m_3 sich vorbereitet. Man sieht daraus, welcher Wert schon auf dem ersten aus dem Zahnfleisch tretenden mahlenden Elemente, der Hinterhälfte des o. p_2, liegt. Die vorderen d folgen den Gesetzen der Reduktion und Verzahnung wie bei den Carnivoren.

Es bleibt noch übrig einiges über die Wurzelverhältnisse der Milchzähne zu sagen.

Schon bei Subursen, Ursiden und typischen Carnivoren (die extremen erleiden hinten Reduktion in Krone und Wurzel) wird beim u. m_1 und d_1 die Hauptdelle nebst den sie umgebenden Höckern von der Hinter- oder Hauptwurzel, die Vorderdelle nebst den sie umgebenden Höckern von der Vorder- (oder Neben-) Wurzel gestützt. Ich sage absichtlich, die Dellen werden bei den unteren Backzähnen unterstützt, denn sie und nicht die Höcker sind die zu unterstützenden Hauptdruckpunkte, wie ein Blick auf ein Fuchsgebiss beweist. Die Dellen und nicht die Höcker haben in erster Linie die Druckwiderstände aufzunehmen. Bei den Carnivoren unterstützt also die Hinterwurzel neben der Hauptdelle vorzugsweise die hh und den stets etwas nach hinten gerückten vi: die Vorderwurzel neben der Vorderdelle wesentlich den seine ursprüngliche Stellung wahrenden va und die Kn. letzteres bleibt auch dann, wenn diese beiden Elemente (Fleischscherenklinge) überwiegend stark werden und die Vd als solche verschwinden sollte.

Dieselben Verhältnisse übertragen sich auch auf den u. d_1 der Carnivoren und auch auf den u. d_1 der Paarhufer. Zwar treten bei letzteren an Stelle der Dellen die Täler und Höckerpaare gleichermaſsen als Druckpunkte. Aber es zeigt sich, dass gemäſs alter Vererbung von den Carnivoren her der vi stärker unterstützt ist und zwar von der Hinterwurzel her, (beim Schwein »Hinterwurzelpaar«, da beide Wurzeln hier quer gespalten auftreten) als der va. Die Betrachtung eines u. d_1 eines Frischlings oder selbst noch eines Rehkalbs wird die Richtigkeit dieser Behauptung dartun. Nur ist der u. d_1 der Paarhufer durch die Molarisierung und also durch den Zutritt eines neuen vorderen Höckerpaares statt der alten Vorderknospe noch bedeutend in die Länge gezerrt worden: die jetzigen Mittelhöcker oder (-Monde), d. h. die alten Vorder-

höcker haben also an Unterstützung gewaltig verloren, weniger der innere, der, wie wir soeben nachgewiesen haben, schon von jeher mit der starken Hinterwurzel unterstützt ward, mehr aber der gegen die Carnivoren stark zurückgesunkene alte äussere Vorderhöcker. Für ihn tritt denn auch, und nie für den inneren, eine neue Unterstützung in Gestalt einer schwachen Sekundärwurzel ein, so dass der Paarhufer = u. d_1 auf der Aussenseite nicht nur 3 höckerig, sondern auch 3 wurzelig erscheint. Neben dieser Sekundärwurzel (die auch gelegentlich nach unten 2 geteilt auftreten, auch vermöge Verwandtschaft durch Nachbarschaft und Funktion unter dem d_2 und d_3 ja selbst unter p_2 und p_3 auftreten kann) erfolgt eine zweite Art der Druckunterstützung des u. d_1 bei den Selenodonten (aber auch des u. d_2 und d_3) durch sekundäre Knochenwulstbildungen unter der Mitte dieser Zähne.

Zusammenfassung der Ergebnisse der Untersuchung über das Milchgebiss der Paarhufer.

1 Die Carnivoren und speziell die Subursen sind die Ahnen der Paarhufer, oder vielmehr beide Gruppen haben sehr nahe gemeinschaftliche Ahnen.

2. Der o. d_1 der Paarhufer ist wesentlich gleich einem vorderen Molaren. Der u. d_1 ist gleich einem durch Querspaltung der Kn erweiterten, molarisierten, vorderen Carnivoren-Molaren; einige Ausnahmen wie Acotherulum und Dichobune Campichi, wo der Zahn 5 höckerig ist, haben die alte Struktur des Carnivoren m_1 oder d_1 bewahrt.

3. Der o. d_2 hat den hi bewahrt, den vorderen vi verloren. Die molarisierte Vorderknospe des u. d_1, hat sich in diesen Zahn eingefeilt und den ha und hi als hintere molarartige Bestandteile von dem vorderen, aus altem va bestehenden und prämolarartig, schneidenartig ausgestalteten Teile abgekerbt, abgesägt, abgefeilt.

4. Bei den Carnivoren antagoniert der u. d_1 mit dem o. d_1 als Haupt- und dem o. d_2 als Nebenantagonisten (wie übrigens auch alle Molaren und die Prämolaren, soweit sie, wie die hinteren, intakt sind). Während aber bei den Carnivoren der alte Antagonismus z. T. normal, z. a. T., wenn auch typisch verändert, doch noch durchsichtig vorhanden ist, so antagoniert der u. d_1 der Paarhufer vermöge der Durchfeilung der Aussenwand des o. d_2 mit letzterem ebenso, als ob es ein vorderer Hauptantagonist wäre. Der u. d_1 befriedigt — bindet — daher gleichmäfsig

2 obere Zähne den o. d_1 und d_2, ein in der Geschichte der Zähne einzig dastehender Fall.

5. Die vorderen d sind ursprünglich ebenfalls Backzähne, die genau ebenso wie die p und d der Carnivoren reduziert und ebenso wie bei den Carnivoren »verzahnt« sind.

6. Die Wurzeln des u. d_1, des einzigen, der von den Carnivoren weiter abzuweichen scheint, erklären sich sehr einfach aus denen des Carnivoren = u. d_1: die Hinterwurzel (das Hinterwurzelpaar bei Suiden) stützt die hh, das Hinterquertal und den vi; die Vorderwurzel (-paar bei Suiden) das vordere Quertal und das Kn-Höckerpaar, der va kommt dabei, schon von den Carnivoren her zu kurz und wird durch eine sekundäre Aussenwurzel gestützt: bei den Selenodonten wird die weit auseinander gezogene Mittelpartie noch durch sekundäre Knochenaufwulstungen des Kiefers gestützt.

7. Das Milchgebiss hat sich in seiner jeweiligen spezifischen Ausgestaltung pari passu, in gleichem Schritt, mit dem definitiven Gebiss entwickelt, ist jedoch in einigen Punkten in der Tat altertümlicher geblieben. Es erklärt sich dies daraus, dass ja für das junge wie alte Individum im wesentlichen dieselben Lebensbedingungen (Nahrungsbedingungen) mafsgebend sind, dass aber dem erwachsenen Tier in der relativ viel längeren Zeit, in der das definitive Gebiss getragen wird, viel mehr und energischer Gelegenheit und Anregung zur Vervollkommnung in der von ihm einmal eingeschlagenen Richtung gegeben war als dem jugendlichen während der kurzen Zeit, in der das Milchgebiss getragen wird Alle Umgestaltungen und Neuerwerbungen müssen sich daher [1]) zuerst an den definitiven Zähnen zeigen und strahlen von hier sehr bald zurück auch auf das Milchgebiss. Definitives und Milchgebiss stehen daher bei jeder einzelnen Tiergattung in engem, bis auf einige Atavismen oder Rudimente ausgeglichenen Verwandtschaftsverhältnis. Zwei der wichtigsten und folgenreichsten dieser Atavismen oder Rudimente sind: der hintere Innenhöcker des o. d_2 bei den Carnivoren und Paarhufer und die Vorderknospe des Carnivoren = u. m_1 und = u. d_1 beim u. d_1 der Paarhufer.

[1]) Eine Verlängerung des Jugendstadiums könnte freilich recht wohl ähnliche Entwickelungseinschiebungen im Gefolge haben, wie das Larvenstadium bei den Insekten. Die hypselodonten Zähne, wo die Wurzelbildung bis fast ans Lebensende verschoben ist, sind eine analoge Erscheinung.

Hier angelangt, halte ich es nicht für überflüssig, die Differenz in der Auffassung des u. d_1 gegenüber Stehlin kurz und scharf hervorzuheben:

Bei Stehlin ist der u d_1 ein molarisierter Prämolar, der Prämolar ist ihm nach Scott der Länge nach zusammengesetzt aus den 3 schneideartigen Höckern Paraconid, Protoconid und Metaconid. Diese entsprechen den 3. Aussenhöckern oder den 3 in der Längsaxe stehenden Spitzen des marsupialen Triconodon. die 3 Innenhöcker sind nach Stehlin Neuerwerbungen des d_1.

Hier dagegen ist der u. d_1 ein molarisierter u. vorderster Molar der generalisierten Carnivoren, d. h. eines typischen 5 höckerigen, 2 wurzeligen unteren mittleren Molaren, bestehend aus den beiden Hinter-, den beiden Vorderhöckern und der unpaaren Vorderknospe. Bei der Molarisierung der letzteren bei den Paarhufern hat der ursprünglich eine Höcker (die Kn) sich in einen Aussen- und Innenhöcker differenziert, gespalten (Streben nach Rauhung fürs Mahlgeschäft!).

Zum Schluss dieser Ausführungen soll noch bemerkt werden, dass die spezifische Ausbildung des u. d_1 (und dementsprechend des o. d_1 und d_2) gerade am meisten charakteristisch zu sein scheint für die Ardiodactylennatur, mehr noch als die Paarhufigkeit, indem nicht allein bei Ancodus, Protoreodon und Oreodon die Hand sogar 5 fingerig, sondern auch bei Anoplotherium und Diplobune Hand und Fuss nur 3 fingerig und 3 zehig sind und noch dazu der 3. Finger und die 3. Zehe gegenüber der 4 (und selbstverständlich auch der 2.) an Grösse hervorragt, so dass hier von eigentlicher Paarhufigkeit nicht wohl gesprochen werden kann. Andererseits zeigen auch die Carnivoren vielfach, wenn auch nicht immer Paarigkeit der Finger und Zehen, so doch Gleichheit der 3. und 5. und der 2. und 4. Es wäre daher vielleicht nicht ungerechtfertigt die Artiodactylen geradezu nach dem charakteristischen molarisierten dreijochigen unteren ersten Milchzahn zu benennen, etwa als **Trijugalen.** —

Von einem Indifferenzstadium, das uns noch durch die heutigen Procyoniden recht nahe gelegt ist, hat also die Differenzierung in echte fortgeschrittene Carnivoren und in Paarhufer ihren Ausgang genommen: Grund genug sich mit dieser entwickelungsgeschichtlich so

wichtigen, paläontologisch so ausserordentlich wenig gekannten Carnivorengruppe noch etwas näher zu befassen, als es oben bereits geschehen ist.

Schlosser »die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insektivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs«, III. Teil. Wien 1890, S. 21 ff. findet bei den Subursen noch »ganz primitive Beschaffenheit des Extremitätenskeletts« neben freilich auch weitgehender Differenzierung. Auch die Extremitäten sind, sagt er, S 24, im Vergleich zu jenen der übrigen Carnivoren und selbst der bisher bekannten Creodonten noch viel primitiver geblieben. Sie erinnern in manchen Beziehungen — so namentlich Humerus und Femur sogar an jene der Lemuren und Affen (Anmerk. bei Schlosser. Auf diese Ähnlichkeit, die zwischen Nasua und Tomitherium besteht, hat S. Lockwood in »American Naturalist« 1886, p. 321–325, aufmerksam gemacht, dieselbe aber freilich auch stark überschätzt), die ja ebenfalls noch als durchaus ursprünglich bezeichnet werden müssen.« Im einzelnen sind (S. 23) bei Nasua die Caninen »zweikantig geworden und erinnern so eher an die Eckzähne von Dicotyles und anderen Artiodactylen als an solche von Carnivoren«.

»Die Zähne von Ailurus sehen nach Schlosser (S. 23) beinahe eher den Zähnen mancher Huftiere, z B. Anoplotherium ähnlich.« (Letzteres dürfte jedoch nur ganz unwesentliche äussere Ähnlichkeit sein.) S. a. Schlosser »Zoolog.-Lit.-Bericht für 1900 im Arch. f. Anthropol XXVIII, 1902/3, S. 143 über Schlosser »Parailurus anglicus«: »Die Zähne dieser Subursen gleichen eher solchen von Huftieren als von Carnivoren.«

6. Die weitere Entwicklung der Paarhufermilchbackzähne von den Bunodonten und primitiven Selenodonten zu den fortgeschrittenen Selenodonten.

Bei den primitiven Selenodonten, wie Anoplotheriden und Traguliden (nach Zittels Einleitung) walten im Grunde genommen dieselben Verhältnisse ob wie bei den Bunodonten. Die weiteren Veränderungen der vorderen Milchbackzöhne bei den vorgeschrittenen Selenodonten gehen auch hier pari passu mit denen der Prämolaren. Schlosser (»Beitäge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere usw.« 1886 S. 103) hat betont, dass erst bei geologisch jüngeren Selenodonten

(Cervicorniern und Cavicorniern nach Zittels Einleitung, Gelociden nach Schlossers Einteilung) auch die vorderen o. p je eine Innenwand bekommen. Schlosser lässt diese Innenwand aus dem kleinen Innentuberkel der o. p von Dichobune entstehen. Nach dem Text, S. 50, hätte freilich nur der o. p_1 von Dichobune, wie übrigens stets bei den Paarhufern, einen Innentuberkel aufzuweisen, wenn gleich die Abbildung Taf. VI, Fig. 8, in Übereinstimmung mit der Tafelerklärung auch schon bei o. p_2 einen Innentuberkel zeigt. Es kann hier also dahingestellt bleiben, ob wirklich bei Dichobune der o. p_2 einen Innentuberkel besass; nach dem Verhältnis bei den Suiden und selbst bei den jüngeren Selenodonten (Cerviden) wäre dies durchaus wahrscheinlich. Jedenfalls sind bei den Gelociden schon die o. p_3 den p_2 und p_1 angeglichen, wohl in Folge »Verwandtschaft durch Nachbarschaft und gleiche Funktion«. Der Innenmond des o. p_3 kann als aus dem Basalwulst entstanden erklärt werden. Ein atavistischer o. p_4 vom Reh zeigt auch wirklich einen solchen Basalwulst anstelle des Innenmonds des p_1, p_2 und p_3. Der Innenmond des o. p_3 der Gelociden ist also wohl auch specifische Neubildung und wird durch eine Wurzelneubildung gestützt. Die sekundäre Innenwurzel spaltet sich von der hinteren Wurzel des Zahns ab und strebt ebenfalls nach Angleichung an die von p_2 und p_1. Den gleichen Prozess hat auch der o. d_3 durchgemacht. Dagegen hatte d_2 von jeher einen Innenhöcker nnd eine Innenwurzel. Der sekundäre Innenhalbmond des o. d_3 ist jedoch mehr nach hinten gerückt als beim p_2 und p_1; der Zahn ist überhaupt nicht völlig dem d_2 und noch weniger dem d_1 angleichbar, da der o. d_1 eine ganz andere Stellung im Gebiss einnimmt und auch d_2 die oben beschriebene Sonderentwicklung bei allen Artiodactylen mitgemacht hat, die ihn aus dem ursprünglichen Formkreis der vorderen d weit hinausführte. Doch streben der o. d_2 und d_3 nach Angleichung an d_1, d_1 nach Angleichung an $m_{1 \text{ und } 2}$. Die o. m und der d_1 streben nach Doppelwurzeligkeit der Innenwand und damit nach völliger Symmetrie. Die neue Innenwurzel des o. d_3 ist ebenso wie beim p_3 von der hinteren Wurzel dieses Zahns sekundär abgespalten.

Bei den u. p bilden sich nach Schlossers Auffassung bei den geologisch jüngeren Selenodonten auf der Innenseite der Prämolaren (ergänze: und vorderen Milchbackzähnen) kulissenartig vorspringende Lamellen schräg zur Längsachse des Zahns gestellt, und tritt diese Komplikation zwar bei allen (vorhandenen) u. p gleichzeitig auf, ist

aber doch am meisten ausgesprochen bei den hinteren. Normal treten bei den Cerviden 3 solcher innerer Kulissen auf, anschliessend an die oben besprochene sekundäre 3 Spitzigkeit des u. p_2, p_3, d_2 und d_3, von denen je die hinterste Kulisse die stärkste, die vorderste die schwächste zu sein pflegt. Die mittlere ist bei p_1 allerdings vielfach stark entwickelt und verdrängt die vordere. Hintere und mittlere Kulisse streben, ebenso wie die ihnen benachbarten Teile der Aussenwand: jene sich in Innenmonde, diese sich in Aussenmonde umzuwandeln. Sie ahmen dann die u. Molaren nach. Nur der vorderste, gelegentlich atavistisch erscheinende, p_4 ist einfach stiftförmig. Die Wurzeln streben nach Querstellung und damit die Zähne nach völliger Symmetrie.

Eine spezifische Einrichtung bei den Selenodonten-Prämolaren ist die, die man »Überschleifung der Zahnkronen« nennen könnte, Wenn auch die primitiven Selenodonten, wie Traguliden, die p und den vordersten d (d_3) nicht in der für die Cervicornier angegebenen und bei den Cavicorniern noch weiter entwickelten Weise komplizieren, so hat die der Grasnahrung angepasste Unterkiefermahlbewegang dennnoch eigentümliche Verhältnisse des 3 zackig schneidenden Zahns hervorgerufen, Verhältnisse, denen man übrigens auch — und zwar verstärkt — bei den mit Kulissen versehenen jüngeren Selenodonten (Cerviden und Cavicorniern) begegnet. Die bogenförmige Konvergenz der Kiefer nach vorn bringt es mit sich, dass die z. B. bei den Traguliden, Cerviden und Cavicorniern schräg von aussen und hinten nach innen und vorn und natürlich auch umgekehrt gehende Mahlbewegung des Unterkiefers[1]) den Kiefer in ungleichem Winkel im hinteren und

[1]) Cope nach dem Zool. Lit. Ber. Schlossers für 1888 im Archiv für Anthrop. XIX, 1890/91, S. 132, nimmt an, dass die Bewegung des Unterkiefers bei den meisten Artiodactylen und gewissen Perissodactylen nach auswärts (ectale Mastication) erfolge, im Gegensatz zu der nach einwärts (entalen Mastication) mancher Perissodactylen. Bei den Suiden, ebenso wie bei den Tapiriden soll nur eine vertikale Kieferbewegung (orthale Mastication) vorkommen. Beides trifft nicht zu. Der Unterkiefer der Selenodonten bewegt sich bei der Kauung vorzugsweise einwärts und auch bei den Suiden erfolgt eine, wenn auch dem Ausmafs nach viel schwächere horizontale Mahlbewegung, und zwar hier allerdings fast senkrecht (oder vielmehr noch ein wenig von aussen vorn nach innen hinten) zu den gestreckten und fast parallelen Kieferrändern. Diese vergleichsweise viel schwächere Horizontalbewegung des Unterkiefers ist es gerade, die den Suiden einen so primitiven, carnivorenartigen Typus bewahrt hat.

vorderen Teile trifft, nämlich vorn unter viel spitzerem Winkel als hinten.

Die Herausbildung der 3 spitzigen vorderen p und d der primitiven Selenodonten ist nur bei annähernd senkrechter Kaubewegung des Unterkiefers zu seiner Längsachse möglich, da nur dann das Bild der Einkerbung oder Einschleifung möglich ist, wie wir es bei gewissen Anoplotheriden finden.

Mit der relativ viel schrägeren Bewegungsrichtung im vorderen Teile des Unterkiefers bei den späteren Selenodonten tritt naturgemäfs die »Überschleifung« der Zahnschneiden ein. Diese Überschleifung ist am stärksten bei den vordersten p (p_4) und d_3 und auch innerhalb des einzelnen Zahns ist sie im vorderen Teil stärker und charakteristischer als im hinteren.

Beim Reh werden am o. d_3 nicht allein die Aussenspitzen, sondern auch der sekundäre Innenhöcker schräg überschliffen.

7. Einige Sonderbildungen und scheinbare Unregelmäfsigkeiten.

Ein von den bisher geschilderten Verhältnissen ganz abweichender Vorgang ist die Verschiebung der Einkerbung bei den Dicotyles, wo die Hinterspitzen (ha) der u. d_2 und d_3 sich zusammen mit den der Kn entsprechenden vorderen Spitzen statt vor hinter die Hauptspitzen der o. d_2 und d_3 einkerben. Sie ordnen sich offenbar den übermächtigen Kn unter.

Weiter ist hier zu nennen der in der Aussenwand 2 höckrige p_1 von Agriochoerus. Es liegt Sonderbildung vor, da der Vorgänger von Agriochoerus, Protagriochoerus, (nach Scott s. Schlosser Zool.-Lit.-Ber. für 1899 im Archiv für Anthrop. XXVII, 1900/02, S. 191) noch nicht diese extreme Entwicklung zeigt.

Der Vorgang lässt sich durch nachträgliche Erstarkung des an sich noch bei allen Artiodactylen kräftigen Hinterhöcker-(mond-)paares des u. p_1 und durch die dadurch veranlasste gleichzeitige Einkerbung oder Einfeilung dieses Höcker-(mond-)paares in die entgegenstehende Partie des o. p_1 erklären, der dadurch in zwei sekundäre Mondpaare, ein vorderes und ein hinteres zerlegt wurde, ein Zustand der auch bei Sus, dort aber, wie gesagt, als altertümliches Verhältnis vorliegt.

Die gleichen Verhältnisse würden auch bei Dichodon (Zittel S. 380, Fig. 314 und Rütimeyer (»Beiträge zu einer nat. Geschichte der Hirsche, II, 1883« S. 57) nicht befremden, wenn nicht Rütimeyer (»Über einige Beziehungen zwischen den Säugetierstämmen alter und neuer Welt, 1888, S. 28«) seine frühere und damit auch die Zittel'sche Darstellung direkt als Irrtum korrigiert und den fraglichen o. p_1 als o. d_1 ausgegeben hätte[1]).

Jedoch wird auch noch 1895 von Wortmann (s. Schlosser Zool.-Lit.-Ber. für 1892 im Archiv für Anthrop. XXV, 1898, S. 185) an der Komplikation des p_1 bei Dichodon festgehalten.

Im ähnlichen Falle war früher auch bei Diplobune der d_1 als der p_1 von einem Mixtotherium und Plesidacrytherium aufgefasst worden, ein Irrtum, dem schon Zittel a. a. O. S. 374 (auf Grund von ?) berichtigt hat. Jedoch wird auch hier noch von Earle (s. Schlossers Zool.-Lit.-Ber. für 1896 im Archiv für Anthrop. XXV, 1898, S. 210) und desgleichen von Marie Pawlow (s. das. für 1900, XXVII, 1902/03, S. 142) an der Komplikation des o. p_1 von Mixtotherium, als einer selbstständigen Gattung, festgehalten.

8. Schluss.

Im Anschluss an die Ausführungen über den u. m_3 sowie über das Milchgebiss der Paarhufer und das Verwandtschaftsverhältnis der Paarhufer zu den Carnivoren mögen noch einige den Carnivoren besonders nahestehende Paarhufer oder gar als Paarhufer anzusprechende Condylarthren und Creodonten kurz besprochen werden.

Primitive, nach den Carnivoren hin vermittelnde Formen sind Achaenodon und Elotherium.

Bei Achaenodon erinnert nach Zittel a. a. O. S. 335 »der Schädel im ganzen Habitus an Raubtiere und Creodonten, auch die p, c und i haben mehr Ähnlichkeit mit Raubtieren als mit Schweinen«, vergl. auch Schlosser »Beiträge usw. 1886, S. 39. Jedoch hat Achaenodon wie die Artiodactylen die übervollkommene Ausbildung des u. m_3, d. h. mit dem Schlusslobus; Milchzähne die entscheiden könnten, sind mir nicht bekannt geworden.

[1]) In der Schrift von Rütimeyer von 1888 muss es S. 28 Z. 10 von oben natürlich statt d_1 — p_1 heissen.

Kaum minder raubtierartig ist Elotherium (Entelodon, Archaeotherium). Dies drückt sich besonders auch in der relativ bedeutenden Höhe der p gegenüber der der m aus, während bei Sus die p lange nicht mehr so hervorragen. Der Übergang von den m zu den p wäre bei Elotherium daher ein plötzlicher, wenn nicht in völlig raubtierartiger Weise der u. m_1 mit seiner erhöhten Vorderpartie und der o. p_1 mit seiner erniedrigten Hinterpartie vermittelten. Der u. d_1 von Elotherium ist jedoch echt artiodactyl.

Von den Condylarthren könnte man Periptychus zu den primitiven Paarhufern rechnen, wenn nur das Milchgebiss bekannt wäre. Was Schlosser (»Beiträge« 188 b, Taf. VI. Fig. 30) als Milchgebiss abbildet, erscheint fraglich, vergl. das. auch S. 36 Anmerkung und S. 37 Anmerkung, wonach dies die Zähne von »Conoryctes« sein sollen.

Der sonst zu den Creodonten gerechnete Mioclaenus hat ein Gebiss, wie es auch ein primitiver Artiodactyle erwarten liesse. Der o. p_1 hat einen deutlichen, und p_2 einen, wenn auch undeutlichen, Innenhöcker; die o. m haben noch schwache Hypocone (hi). Der u. p_1 zeigt noch wie bei Sus deutlich einen Talon, d. h. das ursprüngliche Hinterhöckerpaar. Auch hat der u. m_3 einen unpaaren Schlusshöcker (nach Zittel Fig. 490). Auch der angebliche Creodont Anacodon hat den unpaaren Schlusshöcker des u. m_3. Nach Scott bei Osborn (siehe Schlossers Zool.-Lit.-Ber. für 1895 im Archiv für Anthropol. XXV, 1898, S. 178) und nach Matthew (s. Schlossers Zool.-Lit.-Ber. für 1897 im Archiv für Anthropol. XXVI, 1899/1900. S. 176) ist Mioclaenus vielleicht zu den Condylarthren und speziell zu den Periptychiden zu stellen.

Nach Earle (bei Matthew das.) soll Protogonoden (Creodont) die Stammform der Artiodactylen sein, doch kommt nach Matthew hierfür eher eine kleine Mioclaenus-Art oder Protoselene in Betracht. Auch Schlosser (das.) schliesst sich dem an, doch könnte nach ihm immerhin Protogonodon mit grösseren Bunodonten z. B. Achaenodon, oder auch mit Anthrocotherium verwandt sein. Später stellte Matthew (das. für 1901 N. F. Bd. I, 1903/04, S. 25) Mioclaenus entweder zu den Primaten oder Condylarthren und Protogonodon zu den Condylarthren. Bei Protoselene (Creodont) der von Earle hierher gezogen wird, hat nach Matthew (a. a. O. XXVI, S. 177) der o. p_1 (ähnlich den Suiden) sogar 2 Aussen- und 1 Innenhöcker und dementsprechend der u. p_1 einen starken Talon; auch hat m_3 einen 3. Lobus.

Matthew (a. a. O. N. F., Bd. I, S. 25) hebt bei den Oxyclaeniden und Arctocyoniden die Molarähnlichkeit der o. p_1 hervor, ein Merkmal, das sie den primitiven Artiodactylen nähert. Die entscheidenden Milchgebisse aller dieser Formen sind mir unbekannt.

Pantolestes-Trigonolestes gilt als ältester bekannter nordamerikanischer Paarhufer. Dem Gebisse nach könnte er, da der u. m_3 einen Schlusslobus hat, in der Tat ein Artiodactyle sein, aber nur ein äusserst primitiver. Die 2-Höckerigkeit der Aussenwand des o. p_1 bliebe ebenfalls völlig im Rahmen der primitiven Paarhufer: das Fremdartige liegt in der Ausbildung der o. m, die fast rein trituberkulär sind, wenn auch anscheinend mit Zwischenhöckern; aber gerade dieses ist bei der sonstigen Einfachheit befremdend.

Nachwort.

Der Verfasser vermisste schmerzlich die Gelegenheit zum Orginalstudium vieler angezogener Werke, die ihm jedoch bei seiner abgeschiedenen Lage nicht zugänglich waren oder nur mit ganz unverhältnismäfsigen Mühen und Geldopfern zugänglich gewesen wären Die Referate Schlossers mussten ihm hier als Ersatz dienen, konnten es aber auch bei ihrer sozusagen photographischen Treue und klassischen Objektivität der Wiedergabe der Originale. Auch die Sammlungen konnten leider nur in sehr bescheidenem Mafse benutzt werden.